

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À CHICOUTIMI

VARIABILITÉ DU CHANT DE LA PARULINE À GORGE GRISE (*OPORORNIS
AGILIS*)

PAR

STÉPHANIE BERGERON

B. Sc. (BIOLOGIE)

MÉMOIRE PRÉSENTÉ

À L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À CHICOUTIMI

EN VUE DE L'OBTENTION DU GRADE DE

MAÎTRE (MSC) EN SCIENCES

RÉSUMÉ

La paruline à gorge grise (*Oporornis agilis*) est un oiseau aux mœurs discrètes dont la situation des populations québécoises est préoccupante en raison de la perte croissante de son habitat, qui est convoité pour la culture du bleuet. L'objectif principal du projet dans lequel s'inscrit la présente recherche est de développer un outil de conservation non invasif permettant d'identifier individuellement les parulines à gorge grise au moyen de leur chant. L'objectif de cette recherche préliminaire est d'une part d'étudier la variabilité intra-individuelle du chant de l'espèce, afin de déterminer si ce dernier est suffisamment stable dans le temps et en présence d'un élément perturbateur (repasse de chants), et, d'autre part, d'évaluer si le chant est suffisamment différent d'un individu à l'autre pour permettre leur distinction. Les résultats révèlent que le chant de la paruline à gorge grise présente des variations temporelles et comportementales individuelles, mais que cette variabilité intra-individuelle ($\leq 1\%$ de la variance totale) n'est pas suffisante pour empêcher la distinction des individus (74 à 87% de la variance totale). La méthode d'identification vocale individuelle suggérée consiste à combiner l'analyse symbolique, une méthode novatrice pour l'analyse des vocalises aviaires, et l'analyse acoustique chant.

ABSTRACT

The Connecticut warbler (*Oporornis agilis*) is a bird with secretive habits whose population's situation in Quebec populations is a cause of concern because of the increasing loss of its habitat, which is coveted for blueberry cultivation. The main objective of this research project is to develop a non-invasive conservation tool that can be used to identify individual Connecticut warbler through their song. The objective of this preliminary research is to study the intra-individual variability of the species' song, in order to determine whether the song is sufficiently stable over time and in the presence of a disturbing element (playback call of conspecific), and to evaluate whether the song is sufficiently different from one individual to another to allow their distinction. The results reveal that the song of the connecticut warbler presents individual temporal and behavioural variations, but that this intra-individual variability ($\leq 1\%$ of the total variance) is not sufficient to prevent the distinction of individuals (74 to 87% of the total variance). The suggested method for individual vocal identification is a combination of symbolic analysis, an innovative method for the analysis of avian vocalizations, and vocal acoustic analysis.

TABLE DES MATIÈRES

1. INTRODUCTION	1
1.1 Introduction générale.....	2
1.2 Les vocalisations chez l'oiseau	4
1.2.1 Diversité et rôles des vocalisations	4
1.2.2 Apprentissage du chant.....	6
1.2.3 Sources possibles de variation du chant	8
1.2.3.1 Variations en fonction des caractéristiques de l'habitat	8
1.2.3.2 Variations géographiques	11
1.2.3.3 Variations en fonction du stade de développement et de l'état énergétique.....	11
1.2.3.4 Variations en fonction du niveau de bruit ambiant	13
1.2.4 Perception du son chez l'oiseau	17
1.3 Analyse du chant chez l'oiseau : approches méthodologiques utilisées pour la	
description acoustique du chant	20
1.3.1 Prémisses acoustiques	20
1.3.2 Outils d'analyse acoustique.....	25
1.3.3 Structure et étiquetage des chants.....	26
1.4 Description de l'espèce à l'étude et problématique.....	31
1.5 Objectifs et hypothèses	34
1.5.1 Objectifs.....	34
1.5.2 Hypothèses.....	35
2. MÉTHODOLOGIE.....	36
2.1 Échantillonnage.....	37
2.2 Types d'enregistrement et taille des échantillons.....	39
2.3 Protocole et conditions d'enregistrement.....	40
2.4 Traitement des données	42
2.4.1 Étiquetage des chants	42
2.4.2 Analyse symbolique : n-grammes	45
2.4.3 Analyse acoustique : fréquence fondamentale	47
2.5 Analyses statistiques	49
3. RÉSULTATS	51
3.1 Variabilité intra-individuelle du chant.....	52
3.1.1 Analyse symbolique : n-grammes	52
3.1.2 Analyse acoustique : fréquence fondamentale	56
3.1.2.1 Variabilité journalière du chant.....	57
3.1.2.2 Variabilité saisonnière du chant.....	62
3.1.2.3 Variabilité annuelle du chant	63
3.1.2.4 Variabilité du chant en présence d'un élément perturbateur	64
3.1.2.5 Composantes de la variation intra-individuelle	65
3.2 Variabilité interindividuelle du chant	67
3.2.1 Analyse symbolique : n-grammes	67
3.2.2 Analyse acoustique : fréquence fondamentale	68

3.3 Vérification du biais lié à l'observateur	75
4. DISCUSSION	76
4.1 Variabilité intra-individuelle du chant.....	77
4.1.1 Analyse symbolique : n-grammes	77
4.1.2 Analyse acoustique : fréquence fondamentale	79
4.1.2.1 <i>Variabilité journalière du chant.....</i>	79
4.1.2.2 <i>Variabilité saisonnière et annuelle du chant.....</i>	80
4.1.2.3 <i>Variabilité du chant en présence d'un élément perturbateur</i>	84
4.2 Variabilité interindividuelle du chant	84
4.2.1 Analyse symbolique : n-grammes	84
4.2.2 Analyse acoustique : fréquence fondamentale	85
4.3 Vérification du biais lié à l'observateur	86
4.4 Retour sur la méthode d'analyse symbolique et acoustique	86
4.5 Potentiel d'identification individuelle à partir du chant	88
5. CONCLUSION.....	90
6. BIBLIOGRAPHIE.....	92
7. ANNEXES.....	109

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1. Les sept types de notes répertoriées dans le chant de la paruline à gorge grise	45
Tableau 2. Résultats des tests de khi carré évaluant les proportions de trigrammes pour la $V_{\text{saisonnière}}$ et la $V_{\text{perturbation}}$	56
Tableau 3. Résultats des PERMANOVA comparant des séries de chants, enregistrés à différentes heures de la même journée, quant à leurs variables fréquentielles et temporelles pour l'individu 1	59
Tableau 4. Résultats des PERMANOVA comparant des séries de chants, enregistrés à différentes heures de la même journée, quant à leurs variables fréquentielles pour l'individu 1	60
Tableau 5. Résultats des PERMANOVA comparant des séries de chants, enregistrés à différentes heures de la même journée, quant à leurs variables temporelles pour l'individu 1	61
Tableau 6. Résultats des PERMANOVA comparant deux séries de chants enregistrés à deux jours différents de la même saison pour huit individus	63
Tableau 7. Résultats des PERMANOVA comparant deux séries de chants enregistrés au cours de deux années différentes pour quatre individus	64
Tableau 8. Résultats de la PERMANOVA comparant des séries de chants enregistrés au cours de trois années successives pour l'individu 5	64
Tableau 9. Résultats des PERMANOVA comparant, pour 11 individus, deux séries de chants, dont l'une a été enregistrée suite à la simulation de la présence d'un autre mâle chanteur sur le même territoire	65
Tableau 10. Composition en notes du chant de 15 individus analysés	68
Tableau 11. Distances moyennes intragroupe et intergroupe obtenues à partir des PERMANOVA comparant la variabilité interindividuelle chez les 15 individus analysés	73
Tableau 12. Résultats des PERMANOVA comparant une série de chants étiquetée par deux observateurs différents chez deux individus	75
Tableau 13. Résumé des PERMANOVA montrant la variabilité intra-individuelle du chant au cours d'une matinée chez quatre individus pour différents types de variables prélevées	111
Tableau 14. Résultats des PERMANOVA comparant des séries de chants, enregistrés à différentes heures de la même journée, quant à leurs variables fréquentielles et temporelles pour l'individu 2	112

Tableau 15. Résultats des PERMANOVA comparant des séries de chants, enregistrés à différentes heures de la même journée, quant à leurs variables fréquentielles pour l'individu 2	113
Tableau 16. Résultats des PERMANOVA comparant des séries de chants, enregistrés à différentes heures de la même journée, quant à leurs variables temporelles pour l'individu 2.....	114
Tableau 17. Résultats des PERMANOVA comparant des séries de chants, enregistrés à différentes heures de la même journée, quant à leurs variables fréquentielles et temporelles pour l'individu 3	115
Tableau 18. Résultats des PERMANOVA comparant des séries de chants, enregistrés à différentes heures de la même journée, quant à leurs variables fréquentielles pour l'individu 3	116
Tableau 19. Résultats des PERMANOVA comparant des séries de chants, enregistrés à différentes heures de la même journée, quant à leurs variables temporelles pour l'individu 3.....	117
Tableau 20. Résultats des PERMANOVA comparant des séries de chants, enregistrés à différentes heures de la même journée, quant à leurs variables fréquentielles et temporelles pour l'individu 4	118
Tableau 21. Résultats des PERMANOVA comparant des séries de chants, enregistrés à différentes heures de la même journée, quant à leurs variables fréquentielles pour l'individu 4	119
Tableau 22. Résultats des PERMANOVA comparant des séries de chants, enregistrés à différentes heures de la même journée, quant à leurs variables temporelles pour l'individu 4.....	120

LISTE DES FIGURES

Figure 1. Manifestation physique d'une onde sonore dans l'air.	21
Figure 2. (a) Onde sonore apériodique, appelée « bruit », représentée par du vent enregistré dans un champ; (b) Onde sonore périodique représentée par une portion du chant du grand grèbe (<i>Podiceps major</i>).....	22
Figure 3. Onde complexe résultant de la superposition de trois sons purs de fréquences différentes.	24
Figure 4. Spectrogramme du chant d'un petit-duc des montagnes (<i>Megascops kennicottii</i>).	27
Figure 5. Spectrogramme du chant Fitz bew d'un moucherolle des saules (<i>Empidonax traillii extimus</i>). Les lettres représentent les lieux de prises de mesures choisis par les chercheurs. ...	28
Figure 6. Critères utilisés pour délimiter les unités acoustiques apparaissant sur un spectrogramme.	29
Figure 7. Localisation des parulines à gorge grise enregistrées dans les régions du A) Saguenay–Lac-Saint-Jean et de B) l'Abitibi.	38
Figure 8. Système d'enregistrement.....	40
Figure 9. Oscillogramme et spectrogramme d'un chant d'une paruline à gorge grise.....	42
Figure 10. Agrandissement progressif de l'oscillogramme et du spectrogramme d'un chant de paruline à gorge grise.....	43
Figure 11. Courbe de la fréquence fondamentale (bleue). Les points rouges représentent les localisations standardisées des mesures de la fréquence fondamentale.	48
Figure 12. Proportions (%) des trigrammes composant le chant des individus 5, 6, 12, 13 et 14 comparées entre deux ou trois années consécutives et suite à la présence simulée d'un autre mâle chanteur (année suivie de la lettre P).....	55
Figure 13. PCoA illustrant la variabilité intra-individuelle journalière chez l'individu 1 pour les variables fréquentielles et temporelles combinées.	58
Figure 14. Proportions moyennes (\pm erreur type) de la variation expliquée par les variables fréquentielles et temporelles combinées, par les variables fréquentielles uniquement et par les variables temporelles seulement pour chaque type de variabilité intra-individuelle du chant évaluée.	67

Figure 15. PCoA comparant la variabilité interindividuelle et la variabilité intra-individuelle, annuelle et en présence d'un élément perturbateur, chez cinq individus.	69
Figure 16. PCoA comparant la variabilité interindividuelle et la variabilité intra-individuelle, saisonnière et en présence d'un élément perturbateur, chez six individus.	70
Figure 17. PCoA illustrant la variabilité interindividuelle chez les 15 individus analysés.	72
Figure 18. PCoA comparant le chant des individus 9 et 14 qui présentent le même patron de chant.	74
Figure 19. Proportions (%) des trigrammes composant le chant des individus 1, 7, 8, 9 et 10 comparées entre deux jours de la même saison (années suivies des lettres A et B) et suite à la présence simulée d'un autre mâle chanteur (année suivie de la lettre P).	110

DÉDICACE

À la mémoire du grand homme que j'ai perdu au cours de ce périple. À celui qui m'a tout appris et qui a su si bien prendre soin de moi. Aucune dédicace ne saurait exprimer tout l'amour que je te porte et ne saurait rendre hommage à l'homme merveilleux que tu étais. Papa, tu es et tu resteras pour moi un modèle de détermination et de courage qui continuera de m'inspirer.

REMERCIEMENTS

Je tiens à adresser des remerciements sincères à tous ceux et celles qui ont contribué de près ou de loin à l'aboutissement de ce projet. Merci tout d'abord à mon directeur de recherche le Dr Jacques Ibarzabal de m'avoir guidée et accompagnée tout au long de cette aventure. Jacques, ta passion pour les oiseaux, ton enthousiasme pour le projet et tes judicieux conseils m'ont grandement inspirée. Merci de ta confiance, de ta patience et de ta grande disponibilité. Tu ne m'as jamais laissé tomber et de t'en suis profondément reconnaissante. Merci pour tout ! En second lieu, je remercie mon codirecteur de recherche, le Dr Vincent Arnaud. Je désire également exprimer ma gratitude envers Anne-Marie Brisson et Caroline Sigouin pour leur participation à la collecte et au traitement des données. Je ne peux passer sous silence la précieuse collaboration du Dr Mathieu Cusson aux analyses statistiques. Merci au Dr André Desrochers et au Dr Sergio Rossi, qui ont généreusement partagé leur expertise dans l'évaluation ce mémoire. Je tiens également à remercier ma grande amie, Vanessa Rochefort, qui a lu et corrigé mon texte. Finalement, un merci tout spécial à mon merveilleux mari et à ma mère pour leur soutien inconditionnel.

Ce projet a été rendu possible grâce à l'appui financier de la Fondation de l'Université du Québec à Chicoutimi, Environnement Canada (Jean-Pierre L. Savard) et Protection des oiseaux du Québec (POQ ; 2011-12 et 2012-13).

AVANT-PROPOS

Cette production originale est née des idées du Dr Jacques Ibarzabal, du Dr Vincent Arnaud et de l'auteure. Il s'agit d'un projet interdisciplinaire entre le Laboratoire d'écologie végétale et animale et le Laboratoire de phonétique expérimentale de l'Université du Québec à Chicoutimi. De manière générale, les aspects qui concernaient la biologie de la paruline à gorge grise ont été supervisés par le Dr Ibarzabal alors que la contribution du Dr Arnaud a permis d'échafauder les protocoles d'enregistrement et de la prise des données bioacoustiques. En plus de participer aux idées de ce mémoire, l'auteure a réalisé les trois campagnes de terrain, a étiqueté les chants, a procédé aux analyses statistiques et a rédigé le mémoire.

1. INTRODUCTION

Ce projet vise essentiellement à déterminer si les individus, chez la paruline à gorge grise, présentent une stabilité temporelle et comportementale dans leurs chants qui est suffisante pour utiliser ces manifestations vocales comme marqueur individuel, sans avoir à les capturer. Considérant que le projet fait intervenir des champs d'études variés, il est apparu nécessaire que l'introduction présente une revue de littérature détaillée. Après une brève introduction générale, une section consacrée aux vocalisations chez l'oiseau permet de présenter la diversité et les rôles des vocalisations et de préciser des bases à propos de l'apprentissage du chant, des sources possibles de variations du chant ainsi que de la perception du son chez l'oiseau. Par la suite, on retrouve une section sur l'analyse du chant chez les oiseaux en général, c'est-à-dire sur les approches méthodologiques utilisées pour la description acoustique du chant. Plus précisément, cette section présente certaines notions dans le domaine de l'acoustique, dont quelques outils d'analyse acoustique ainsi que plusieurs méthodes d'étiquetage des chants. L'espèce à l'étude et la problématique sont ensuite introduites pour en venir à la présentation des objectifs et des hypothèses de l'étude.

1.1 Introduction générale

Le suivi des populations aviaires constitue une activité fondamentale pour concevoir des programmes de gestion et de conservation de cette ressource. La surveillance, conjuguée à la recherche fondamentale et à l'intervention directe dans le milieu, permet de déceler les menaces possibles, de les évaluer rapidement et de s'y opposer. Ainsi, les données de suivi, à des échelles temporelles et géographiques pertinentes, permettent d'évaluer la situation de diverses populations d'oiseaux, de fixer les priorités en matière de gestion et de recherche scientifique et d'orienter les mesures de conservation (Bookhout 1996; Bureau du vérificateur général du Canada 2013).

Les méthodes de surveillance utilisées pour la faune aviaire sauvage qui requièrent une identification de chaque individu permettent non seulement d'estimer l'abondance des populations des espèces, mais également d'acquérir une multitude de connaissances sur la

biologie des individus, leurs comportements et leur écologie (Bookhout 1996; Birds Banding Laboratory 2011). Ces méthodes fournissent notamment des informations sur la répartition et les déplacements de l'espèce, de même que sur sa fécondité, la fidélité des couples, le taux de survie annuel et le recrutement par de nouveaux individus (Cottam 1956). L'identification individuelle permet aussi d'évaluer la fidélité au site, les limites des territoires, ou encore, de cartographier les domaines vitaux pour la gestion des habitats (Cottam 1956).

À l'heure actuelle, le baguage est la méthode la plus couramment utilisée, afin d'identifier individuellement les oiseaux. Souvent capturés à l'aide d'un filet japonais, ils sont ensuite marqués à l'aide d'une bague métallique, fixée à une de leurs pattes et dotée d'un numéro unique (Gustafson *et al.* 1997; Environnement Canada 2013). En plus de cet anneau métallique, d'autres dispositifs peuvent être utilisés comme marqueurs auxiliaires. Ces derniers permettent de reconnaître un oiseau à vue sans avoir à le capturer de nouveau pour relever le numéro sur la bague métallique. Des bagues en plastique colorées, formant un code de couleur unique à chaque individu, remplissent le plus souvent cette fonction.

Au-delà de cette méthode désormais classique et officiellement reconnue par les instances gouvernementales (Environnement Canada 2013), émerge depuis les deux dernières décennies une méthode d'identification alternative, qui vise à utiliser les vocalisations comme marqueur individuel (Terry *et al.* 2005; Laiolo *et al.* 2007). Cette technique d'identification vocale des individus s'appuie sur l'analyse acoustique des productions sonores et sur le postulat que chaque individu dispose d'une signature vocale lui permettant d'être distingué des autres individus de la même espèce. Cette méthode non invasive de suivi des populations aviaires apparaît comme une alternative prometteuse aux techniques de marquage physique, puisqu'elle n'implique ni capture ni manipulation des individus (Terry *et al.* 2005; Laiolo *et al.* 2007). Son utilisation diminue les risques chez les espèces sensibles aux perturbations causées par la capture et la manipulation (Terry *et al.* 2005; Tripp et Otter 2006). En outre, certaines espèces sont difficiles à capturer et chacune réagit différemment au leurre (Terry *et al.* 2005; Tripp et Otter 2006). Chez d'autres espèces, la détection d'un quelconque marqueur s'avère très difficile. Leurs déplacements fréquents, leur taille réduite,

la coloration de leur plumage qui se fond dans le paysage ou encore l'abondance de feuilles sont d'autant de facteurs qui contribuent à les camoufler (Terry *et al.* 2005; Tripp et Otter 2006). L'identification vocale des individus présente également l'avantage d'un gain de temps considérable, puisqu'il n'est pas nécessaire de capturer et d'identifier les individus à vue. Ainsi, cette technique en émergence permettrait non seulement d'améliorer l'efficacité et le rendement des suivis de populations, mais également de ne pas affecter les chances de survie des individus. L'identification vocale individuelle des oiseaux constitue donc un secteur de recherche original dans lequel ce mémoire s'inscrit.

1.2 Les vocalisations chez l'oiseau

1.2.1 Diversité et rôles des vocalisations

Les vocalisations des oiseaux peuvent être regroupées en deux grandes catégories : les cris et les chants (Catchpole et Slater 2008). Les cris sont des vocalisations de structure souvent moins complexe que les chants et sont sous forte influence génétique. Produits par les mâles et les femelles tout au long de l'année, leurs fonctions sont très variées : appel, alarme, attaque ou demande (Marler 2004a; Tibbetts et Dale 2007). Le chant est, pour sa part, remarquable par sa diversité. Le nombre de chants peut grandement varier d'une espèce à l'autre, depuis le chant unique du bruant à couronne blanche (*Zonotrichia leucophrys*; Marler 1970a) jusqu'aux 150 chants différents d'un seul bruant des marais (*Melospiza georgiana*; Campan et Scapini 2002) et aux 2000 chants du virtuose qu'est le moqueur roux (*Toxostoma rufum*; Canady *et al.* 1984; Marler et Slabbekoorn 2004). Le nombre d'éléments qui composent le chant est également très variable. Les chants de certaines espèces comme la mésange à tête noire (*Pæcile atricapillus*; Pieplow 2017) ne sont composés que de deux ou trois éléments, alors que d'autres telles que celui du troglodyte des forêts (*Troglodytes hiemalis*; Marler et Slabbekoorn 2004) se composent de 50 à 100 notes et peut durer près de 10 secondes. La gamme de fréquences couverte par les chants peut être grandement diversifiée elle aussi. Un chant comme celui de la mésange à tête noire (Pieplow 2017) couvre

moins de 1 kHz, alors que celui du vacher à tête brune (*Molothrus ater*) couvre 10 kHz (Marler et Slabbekoorn 2004).

Les oiseaux présentent, à la jonction de la trachée et des bronches primaires, un organe vocal complexe, la syrinx (par ex. Delsaut 1986). Chez les Passeriformes (communément appelés passereaux), l'anatomie de la syrinx permet de les séparer en deux groupes : les oscines (ou sous-ordre des Passeri), qui produisent des chants, et les suboscines (ou sous-ordre des Tyranni), qui n'en produisent pas (Delsaut 1986). Ces derniers produisent seulement des cris.

Le chant des oiseaux remplit diverses fonctions, dont entre autres la séduction du partenaire, habituellement rôle du mâle, la délimitation du territoire et la signalisation de la localisation ou même de la simple présence (Marler 1970a, 2004a). Chez la plupart des oiseaux, la possession d'un territoire revêt une importance cruciale pour la reproduction et la survie de l'individu. Lieu d'accouplement, de nidification et d'alimentation, ses frontières sont par conséquent activement défendues par des chants de proclamation territoriale, mais aussi par des cris, des postures de menace, voire des attaques (Hinde 1956). Le chant fait partie intégrante du comportement territorial qui vise principalement à écarter un mâle conspécifique du secteur choisi. Les dépenses excessives de temps et d'énergie dans la défense du territoire peuvent affecter le succès reproducteur du mâle titulaire d'un territoire donné (Lovell et Lein 2004a). Un mâle territorial qui possède la capacité à distinguer ses voisins (familiers) des étrangers (non familiers) peut donc économiser considérablement d'énergie. Les voisins présentent peu de risques pour le titulaire du territoire, puisqu'ils maintiennent et défendent déjà leur propre territoire. Cependant, les mâles non familiers pourraient être des intrus à la recherche d'un territoire, constituant ainsi une menace potentielle plus forte (Lovell et Lein 2004a). Plusieurs études ont souligné la capacité de certaines espèces à discriminer les mâles étrangers de leurs voisins pour éviter les conflits inutiles avec des mâles familiers (Yasukawa *et al.* 1982; Lovell et Lein 2004a; Hamao 2016; Parker *et al.* 2018). Chez ces espèces, la réaction comportementale des mâles à l'écoute d'un chant non familier est beaucoup plus forte et agressive qu'à l'écoute d'un chant familier. L'influence de ce comportement de défense sur l'exécution du chant des oiseaux est

cependant encore très peu connue (Yasukawa *et al.* 1982; Lovell et Lein 2004a; Hamao 2016; Parker *et al.* 2018).

1.2.2 Apprentissage du chant

Les chants sont des vocalisations qui nécessitent un processus d'apprentissage préalable et des structures cérébrales spécifiques (centres nerveux du chant). Parmi les oiseaux capables d'apprendre leurs vocalisations, on retrouve l'ordre des Passeriformes (Sibley *et al.* 1988; Gahr 2000).

Pour qu'un oiseau parvienne à produire un chant typique de son espèce, il est nécessaire qu'il entende ses vocalises. À cet effet, les travaux de Konoshi (1965) ont mis en relief l'importance de la rétroaction auditive (ou feedback auditif) dans l'apprentissage du chant. En effet, de jeunes bruants à couronne blanche élevés dans des conditions normales, mais assourdis très jeunes présentent un chant radicalement déstructuré. La même observation a pu être réalisée auprès de certaines espèces de juncos et de merles ainsi que chez le cardinal à tête noire (*Pheucticus melanocephalus*; Marler et Slabbekoorn 2004). En comparaison, de jeunes bruants à couronne blanche ayant une audition normale et étant élevés isolés, dans des pièces insonorisées, tendent à produire des versions très semblables et très simplifiées du chant archétypique de l'espèce, et ce, quelle que soit la région d'où ils proviennent (Marler et Tamura 1962, 1964; Marler et Slabbekoorn 2004). Les chants produits par ces derniers sont mélodieux et partagent plusieurs caractéristiques du chant typique de l'espèce. La contribution de l'hérédité dans l'apprentissage du chant est donc essentielle. Il semble ainsi exister, pour chaque espèce, une vocalisation de base, un chant « typique » de l'espèce, résultant principalement de la manifestation phénotypique d'un codage héréditaire (Marler et Tamura 1962, 1964). De la même manière, si un oisillon est élevé à l'écart des autres en n'étant exposé à aucun chant jusqu'à ce qu'il atteigne le stade de juvénile, et qu'alors seulement il entende des enregistrements de chants de différentes espèces, il montrera une préférence pour le chant de sa propre espèce (Marler et Tamura 1962, 1964). Cette préférence peut signifier qu'il existerait une « trame » innée dans laquelle s'inscrit le chant spécifique à

l'espèce et que les détails de cette trame sont modifiés par l'expérience (Marler et Tamura 1962, 1964; Marler et Slabbekoorn 2004). Le chant serait donc en partie inné, mais chaque individu intégrerait un « dialecte » (voir section 1.2.3.2) local en écoutant les oiseaux adultes du voisinage et en modifiant progressivement son chant pour qu'il corresponde à ceux entendus.

Chez les oiseaux chanteurs, il existerait deux programmes d'apprentissage du chant : un programme ouvert, qui permettrait aux oiseaux de modifier leur chant à l'âge adulte, et un programme fermé, pour lequel le chant est fixé à l'âge adulte sans possibilité de changement par la suite (Clayton 1991; Marler 2004b). Il a notamment été démontré chez le bruant à couronne blanche, qui possède un programme fermé, que l'apprentissage du chant s'effectue en deux phases principales (Marler 1970b; Clayton 1991; Whaling *et al.* 1997). Dès sa naissance, l'oiseau entre dans une phase de mémorisation durant laquelle il stocke les chants des mâles adultes de son espèce seulement (Marler et Peters 1977; Searcy *et al.* 1981; Marler 1990). Lorsque l'oiseau est prêt à quitter le nid, il commence à émettre des bruits, que Charles Darwin a comparés aux babillages des enfants (Marler 2004b). Ces bruits, appelés sous-chants, sont variables dans leur structure, peu intenses et sont souvent produits par l'oisillon à l'approche du sommeil (Marler 2004b). Il est possible que les sous-chants, tout comme le babillage infantin, constituent un type d'entraînement et d'exploration du registre vocal visant à favoriser le développement ultérieur de la communication adulte. Au printemps suivant, la phase de production s'enclenche et l'oiseau émet ses premières vocalisations qu'il modifie progressivement pour les faire correspondre au patron mémorisé (Marler 2004b). Au début de la saison estivale, le chant quelque peu atypique présente un patron irrégulier et incomplet, mais en cours de saison, l'oiseau explore diverses productions sonores et présente un répertoire plus diversifié que celui de l'adulte type (Clayton 1991; Marler 2004b). Par la suite, l'oiseau spécialise son répertoire et ne conserve que quelques chants qu'il perfectionne jusqu'à ce que ces derniers soient cristallisés (Marler 2004b). La durée de la période d'apprentissage, appelée « période sensible », au-delà de laquelle l'individu n'émet plus de nouveaux chants, varie d'une espèce à l'autre (Kroodsma *et al.* 1982; Payne et Payne 1997).

Chez la plupart des espèces pour qui le chant demeure remarquablement stable (apprentissage fermé), la période sensible se limite à la première année de vie de l'oiseau.

Chez d'autres espèces, telles que le moqueur polyglotte (*Mimus polyglottos*; Gammon et Altizer 2011) et le moqueur des savanes (*Mimus gilvus*; Price et Yuan 2011), un système d'apprentissage ouvert leur permet d'acquérir un répertoire de chants très diversifié dans lequel peuvent s'intégrer de nouvelles vocalisations. Dans ce cas, la période sensible n'est pas limitée dans le temps et les oiseaux sont capables d'acquérir de nouveaux chants ou de nouveaux éléments sonores chaque année au début de la période de reproduction.

1.2.3 Sources possibles de variation du chant

Quelques sources possibles de variation des chants sont évoquées dans la section subséquente.

1.2.3.1 Variations en fonction des caractéristiques de l'habitat

Une source probable de variation du chant est liée à la transmission du signal sonore dans l'habitat. Dans un milieu homogène sans obstacle, un son diverge de façon sphérique autour de la source. En raison de cette divergence sphérique, l'atténuation acoustique suit la loi du carré inverse, selon laquelle l'intensité d'un phénomène physique est inversement proportionnelle au carré de la distance qui sépare le lieu de mesure du lieu d'origine de ce phénomène (Morton 1975). Ainsi, l'intensité d'un son chute de 6 dB à chaque fois que la distance double (Morton 1975; Mockford *et al.* 2011). Bien entendu, les environnements naturels diffèrent grandement de ces circonstances idéales dans lesquelles l'atténuation acoustique suit la loi du carré inverse. Dans les milieux naturels, d'autres facteurs réduisent l'énergie sonore, tels que l'absorption par l'air, le sol et la végétation, ou redirigent l'énergie sonore par réflexion ou par diffraction (Morton 1975). En se propageant, les sons subissent une atténuation et une dégradation ayant toutes deux des conséquences importantes sur les

caractéristiques du signal acoustique. L'atténuation désigne la perte progressive d'intensité que subit le signal sonore au cours de sa transmission, avec l'éloignement croissant de la source (par ex. Mockford *et al.* 2011). La dégradation, quant à elle, réfère aux modifications des caractéristiques spectrales, temporelles et structurelles du son, au cours de sa transmission (Pawel et Kwiatkowska 2016).

L'atténuation dépend, entre autres, de la réflexion de l'onde sonore sur une surface, de sa diffusion dans toutes les directions du milieu après avoir été décomposée en diverses lignes de propagation (divergence sphérique) et de son absorption sous forme de chaleur par les divers matériaux qu'elle rencontre (Morton 1975). Les sons aigus sont transformés plus rapidement en énergie calorifique, d'où la différence de portée entre les sons graves et aigus (Morton 1975). L'atténuation augmente donc avec la fréquence; les sons de hautes fréquences étant davantage atténués. Elle est également influencée par les conditions atmosphériques, c'est-à-dire qu'une température plus élevée et une humidité relative plus faible augmentent l'absorption atmosphérique, réduisant ainsi la distance sur laquelle les sons peuvent être entendus (Wiley et Richards 1982; Blumenrath et Dabelsteen 2004; Azar *et al.* 2014). La densité de la canopée et la nature des arbres qui la compose (feuillus versus conifères) affectent aussi l'atténuation (Chapuis 1971). L'émergence, la croissance et la maturation des feuilles affectent l'impédance acoustique entre l'air et la surface des feuilles et entraînent la réflexion et la diffraction des signaux sonores (Blumenrath et Dabelsteen 2004). Lorsqu'un son rencontre un obstacle, une fraction de l'énergie sonore est réfléchi et déviée de sa ligne de propagation initiale. De la même manière, la croissance de la strate herbacée, arbustive et arborescente entraîne des niveaux plus élevés d'atténuation, en particulier des sons de haute fréquence (Blumenrath et Dabelsteen 2004). En effet, les fréquences supérieures à 2 kHz environ s'atténuent moins dans les habitats ouverts que dans les forêts, pourvu qu'il y ait peu de vent (Wiley et Richards 1982). Les basses fréquences se transmettent donc plus facilement à travers la végétation que les hautes fréquences.

Un signal sonore se dégrade principalement en raison du taux d'atténuation différent d'une fréquence à l'autre et des réverbérations, qui constituent un « retard » de perception d'une

partie d'un signal sonore, généré par les propriétés du milieu de propagation (réflexion et diffraction). En effet, un chant est formé de modulations de fréquences. Ces fréquences s'atténuent différemment en fonction de la distance, ce qui peut affecter la structure fréquentielle du chant. Les réverbérations, quant à elles, peuvent modifier la structure temporelle du signal sonore. À ce sujet, plusieurs études ont souligné les effets de la réverbération en tant que principal facteur déterminant la structure temporelle du chant des oiseaux dans les habitats fermés (Wiley et Richards 1978; 1982). L'atténuation et la dégradation du son dépendent donc à la fois de la fréquence et des propriétés de l'habitat.

L'influence de la structure de l'habitat sur les propriétés acoustiques des signaux sonores est l'essence même de l'hypothèse de l'adaptation acoustique (Morton 1975; Boncoraglio et Saino 2007; Ey et Fischer 2009; Gonzalez *et al.* 2018). En accord avec cette hypothèse, les habitats avec une végétation complexe favoriseraient la transmission des chants de basses fréquences, alors que les habitats ouverts favoriseraient la transmission des vocalisations de hautes fréquences (Morton 1975; Boncoraglio et Saino 2007; Ey et Fischer 2009; Gonzalez *et al.* 2018). On peut donc supposer que pour garantir une communication efficace avec leur congénères, les vocalisations animales présentent des structures acoustiques compatibles avec le milieu dans lequel ils évoluent (Bradbury et Vehrencamp, 2011). Ainsi, les oiseaux forestiers chantent avec des fréquences plus basses que ceux habitant des milieux plus ouverts, ce qui en résulte en une atténuation et une dégradation des signaux de communication (Morton 1975; Tubaro et Lijtmaer 2006). Plus le milieu est dense, plus les chants ont donc tendance à être graves et plus la largeur du spectre acoustique est réduite (Chapuis 1971). L'élimination des fréquences marginales et en particulier les aigus, permet de reporter le maximum de l'énergie sur la fréquence fondamentale, donc la note la plus grave, ce qui contribue à augmenter la portée du chant (Wiley et Richards 1982). Les notes graves pénètrent ainsi mieux les écrans naturels que les sons aigus.

1.2.3.2 Variations géographiques

Une des conséquences de l'apprentissage des chants comme tout comportement acquis est l'apparition de variations géographiques, appelées « dialectes » (Kroodsma *et al.* 1982; Marler et Slabbekoorn 2004). Ainsi, bien que les oiseaux d'une même espèce présentent une « trame » innée, les détails du chant varient significativement de région en région, autant que peuvent varier différentes variantes phonétiques au sein d'une même langue humaine (Kroodsma *et al.* 1982). Des individus géographiquement plus proches partagent donc plus de caractéristiques vocales que des individus plus éloignés géographiquement (Marler et Slabbekoorn 2004). À plus courte échelle géographique, les membres d'un même groupe peuvent présenter des similitudes vocales plus marquées que des individus appartenant à des groupes différents situés à quelques centaines de mètres ou quelques kilomètres. Le chant des oiseaux serait donc variable entre les individus appartenant à des populations géographiquement séparées, mais également entre les individus d'une même population géographiquement circonscrite (Borror 1961). Les travaux de Petrinovitch (1985) sur les chants du bruant à couronne blanche ont montré que, pour deux zones distinctes, les caractéristiques vocales dans chaque population locale varient au cours du temps et entre les individus, mais que la possession d'un territoire confère une grande stabilité individuelle du chant avec le temps.

1.2.3.3 Variations en fonction du stade de développement et de l'état énergétique

Le chant des oiseaux peut aussi varier pour un même individu (Borror 1961). L'individualité vocale serait induite par une série de facteurs génétiques, développementaux et environnementaux. Le chant des oiseaux pourrait donc varier subtilement en fonction du stade de développement et de leur état énergétique (Borror 1961).

En effet, tel que mentionné dans la section 1.2.2, lors de la première saison de sa vie, l'oiseau qui a un programme d'apprentissage du chant fermé, est dans une phase de mémorisation et d'exploration du registre vocal pendant laquelle il produit des sous-chants variables dans leur

structure (Marler et Peters 1977; Searcy *et al.* 1981; Marler 1990; Marler 2004b). Au cours de la saison suivante, l'oiseau émet ses premières vocalisations variées et atypiques qu'il modifie progressivement pour les faire correspondre au(x) patron(s) mémorisé(s) (Marler 2004b). Il ne conserve dans son répertoire que quelques chants qu'il perfectionne jusqu'à ce que ces derniers soient cristallisés vers la fin de la première année (Clayton 1991; Marler 2004b).

Une étude, menée sur le rougegorge familier (*Erithacus rubecula*), s'est intéressée à l'effet du degré d'abondance de l'activité vocale sur le gain de masse corporelle des oiseaux à court terme (Thomas *et al.* 2003). Ces derniers stockent l'énergie sous forme de dépôts adipeux sous-cutanés à métabolisation rapide (Blem 1976, 1990). Trois circonstances différentes (1-Mâles libres en nature, 2-Mâles libres stimulés à l'aide des chants de mâles conspécifiques et 3-Mâles en volière stimulés à l'aide des chants de mâles conspécifiques) ont été testées et une surveillance de l'apport alimentaire et du niveau d'activité a été effectuée. Dans les trois circonstances, les oiseaux gagnaient moins de masse lorsqu'ils chantaient davantage; un résultat qui serait attribuable à la réduction de l'apport alimentaire pendant les périodes de chant (Thomas *et al.* 2003). Oberweger et Goller (2001) ont étudié les changements à court terme de la consommation d'oxygène associée aux périodes de chant chez trois espèces d'oiseaux chanteurs (le diamant mandarin *Taeniopygia guttata*, le serin des Canaries *Serinus canaria* et l'étourneau sansonnet *Sturnus vulgaris*). Leurs résultats soulignent que la consommation d'oxygène pendant le chant est de 1,77 à 3,41 fois supérieure à celle au repos. Hasselquist et Bensch (2008) se sont, quant à eux, intéressés à la dépense énergétique quotidienne (DEQ) associée au chant chez la rousserolle turdoïde (*Acrocephalus arundinaceus*). Sur les 17 mâles échantillonnés, 10 démontraient une activité vocale faible à modérée et 7 une forte activité vocale, c'est-à-dire qu'ils demeuraient perchés presque continuellement de l'aube au crépuscule en chantant environ 50% du temps. L'étude a révélé une relation positive significative entre le degré d'abondance de l'activité vocale et la DEQ. Les valeurs de DEQ obtenues ont été converties en accroissement du métabolisme basal (MB). La valeur moyenne des individus présentant une activité vocale faible à modérée est de $2,2 \times \text{MB}$ et celle des individus présentant une activité vocale forte est de $3,3 \times \text{MB}$. Ces

trois études tendent à démontrer que l'activité vocale peut avoir un impact sur l'état énergétique des oiseaux lorsqu'ils chantent. Il a également été démontré que la récurrence du chant du diamant mandarin est plus élevée lorsque l'activité vocale de l'oiseau est forte (Glaze et Troyer, 2006). En effet, chez les passereaux, cette activité vocale est à son apogée à l'aube et décline au fil de la matinée, où les chants deviennent plus espacés dans le temps (Glaze et Troyer, 2006).

1.2.3.4 Variations en fonction du niveau de bruit ambiant

D'autre part, une communication acoustique réussie exige que les sons se propagent, dans l'environnement, de l'émetteur jusqu'au récepteur. Le bruit environnant peut perturber la communication vocale, en particulier si les signaux acoustiques se produisent dans les mêmes fréquences que ce bruit ambiant. Ce masquage acoustique se produit lorsque les signaux sonores sont rendus inaudibles par des niveaux de bruit élevés ou lorsqu'ils ne peuvent être discernés du bruit, ce qui peut diminuer l'efficacité de la défense du territoire et de l'attraction du partenaire par le chant. En effet, les mâles habitant un milieu tranquille réagiraient plus fortement à la présence d'un mâle conspécifique sur leur territoire que ceux habitant un milieu bruyant (Mockford et Marshall 2009).

Les sources de bruit peuvent être d'origine anthropique, abiotique ou biotique. Les bruits reliés à l'activité humaine sont de basses fréquences et polluent surtout les habitats situés à proximité des milieux habités et des réseaux de transport. L'environnement physique fournit également de nombreuses sources de bruit, telles que le vent, les rivières et la pluie. Ces sources de bruit abiotiques génèrent des sons de fréquences relativement basses qui peuvent être une source importante d'interférence pour les espèces dont les fréquences des signaux sonores sont situées dans cette gamme (Luther et Gentry 2013). Il faut se rappeler que la gamme de fréquences du chant des oiseaux peut être aussi étendue que 10 kHz (Marler et Slabbekoorn 2004). Les vents sont généralement plus faibles tôt le matin et augmentent en milieu de journée avec l'élévation de la température du sol, et ce, quel que soit le type d'habitat (Morton 1975; Wiley et Richards 1978; Brenowitz 1982; Ellinger et Hodl 2003).

Les fréquences les plus intenses produites par le vent et les turbulences de l'air sur la végétation sont, en règle générale, inférieures à 200 Hz et elles ne génèrent habituellement pas beaucoup de bruit aux fréquences supérieures à 200 Hz, selon des données recueillies dans des forêts pluvieuses néotropicales (Ellinger et Hodl 2003). Aucune donnée équivalente n'a pu être répertoriée pour les forêts du Québec ni même nord-américaines.

Les sources de bruit environnementales peuvent également être d'origine biotique. En effet, les insectes sont des sources de bruit continu de hautes fréquences dans les habitats, dont les principaux contributeurs sont les orthoptères et les cigales, qui produisent généralement des signaux d'une fréquence de 4 kHz ou plus (Luther et Gentry 2013). Il peut y avoir de grandes variations dans les amplitudes et les fréquences des vocalisations d'insectes à différentes heures de la journée (Ellinger et Hodl 2003). À l'heure actuelle, il y a peu d'informations sur les variations horaires et journalières du bruit des insectes. Différents habitats sont susceptibles d'avoir une variété de communautés d'insectes, qui présentent des assemblages distincts de vocalisations. Par exemple, les chorales d'insectes dans les forêts-galeries (forêts relativement ouvertes) et les forêts tropicales (forêts relativement fermées) d'Afrique de l'Est produisent des signaux sonores entre 6-8 kHz et 4-8 kHz respectivement (Waser et Brown 1986; Slabbekoorn 2004). Un insecte à lui seul produit des bruits de trop faible intensité pour avoir un quelconque impact sur le chant des oiseaux. Les orthoptères et les cigales sont toutefois présents en grand nombre et produisent alors des bruits d'intensité suffisante pour masquer le chant d'un oiseau pour son voisin (Luther et Gentry 2013).

D'autre part, les vocalisations d'autres oiseaux peuvent également entraîner des interférences acoustiques, qui peuvent réduire la détectabilité des oiseaux qui chantent dans ces gammes de fréquences et leur capacité à se discriminer entre individus de la même espèce ou non (Bremond 1978; Brumm et Slabbekoorn 2005; Luther 2009; Luther et Wiley 2009). La majorité des espèces diurnes vocalisent à l'aube, ce qui crée des chorales aviaires, dans laquelle les oiseaux essaient de communiquer. Ces chorales d'oiseaux peuvent être particulièrement intenses dans les forêts, telles que celles que l'on retrouve sous les latitudes tempérées, où la densité des populations est importante (Luther et Gentry 2013).

Plusieurs espèces d'oiseaux seraient ainsi en mesure d'améliorer l'efficacité de leur communication et de contrecarrer les interférences créées par le bruit ambiant. Des ajustements à court terme et/ou à long terme peuvent accroître la détectabilité et la discrimination des signaux acoustiques. Ces ajustements visent une augmentation du rapport signal-bruit, qui est un indicateur, exprimé en décibels, de la qualité de la transmission d'une information (par ex. Luther et Gentry 2013). Le rapport signal-bruit peut être augmenté par séparation spatiale ou temporelle du signal et du bruit ou par des modifications des caractéristiques du signal sonore. Une augmentation de ce rapport est particulièrement importante lorsque les signaux partagent la même gamme de fréquences (Bremond 1978; Lohr *et al.* 2003). Les oiseaux peuvent ainsi sélectionner un emplacement qui optimise le contraste de leurs vocalisations avec le bruit de fond local (Luther 2009). Si deux individus ou deux espèces présentent des vocalisations similaires, une séparation spatiale peut réduire la confusion. La faune aviaire peut également modifier le moment de la transmission des signaux acoustiques. Le bruit dans l'environnement naturel est rarement continu. Les oiseaux peuvent aussi tirer profit des pauses entre les bruits et chanter lorsque le niveau de pollution sonore est moindre (Luther et Gentry 2013). De nombreuses espèces utilisent diverses tactiques comme l'alternance des chants pour éviter les interférences acoustiques entre individus conspécifiques (Luther et Wiley 2009). Ils peuvent également choisir de chanter à un moment moins bruyant de la journée. À ce sujet, Cartwright *et al.* (2014) ont démontré, en étudiant le carouge à épaulettes (*Agelaius phoeniceus*), que le bruit environnant influence le modèle quotidien de production de chant de l'espèce. En effet, l'effort de chant est plus important tôt le matin et le soir dans les sites calmes, tandis qu'il est concentré à la mi-journée dans les sites bruyants. Les oiseaux habitant à proximité de milieux urbains semblent ainsi éviter le masquage acoustique en augmentant la production de chants pendant la partie calme de la journée et en diminuant la production pendant les heures de pointe bruyantes (Cartwright *et al.* 2014).

D'autre part, plusieurs espèces d'oiseaux sont en mesure de modifier les caractéristiques acoustiques de leur chant à court terme, en réponse à un bruit transitoire, et/ou à long terme, en réponse à un bruit chronique (Brumm et Slabbekoorn 2005; Luther et Gentry 2013). Une

étude réalisée par Luther et Derryberry (2012) a démontré que la structure fréquentielle des chants du bruant à couronne blanche peut être influencée à long terme par le bruit environnant causé par le trafic routier; les oiseaux vivant dans des milieux habités par l'homme étant contraints de modifier la gamme de fréquences de leur chant pour minimiser le masquage induit par les bruits d'origine anthropique. Les résultats ont révélé que, chez cette espèce, les fréquences minimale et maximale ont augmenté d'environ 500 Hz en 36 ans (Luther et Derryberry 2012). D'autres études ont comparé le chant d'individus habitant des milieux calmes avec celui d'individus vivant dans des milieux bruyants. La même corrélation positive entre la fréquence du chant et le niveau de bruit ambiant dans l'habitat de l'oiseau a pu être observée chez le bruant chanteur (*Melospiza melodia*; Wood *et al.* 2006), le merle noir (*Turdus merula*; Mendes *et al.* 2011; Nemeth *et al.* 2013), la mésange charbonnière (*Parus major*; Slabbekoorn et Den Boer-Vissen 2006; Mockford et Marshall 2009), le roselin familial (*Haemorrhous mexicanus*; Fernandez-Juridic *et al.* 2005; Bermudez-Cuamatzin *et al.* 2011), le troglodyte familial (*Troglodytes adon*; Redondo *et al.* 2013) de même que chez une variété d'autres passereaux (Hu et Cardoso 2010; Roca *et al.* 2016). La gamme de fréquences du chant de ces oiseaux, dont l'habitat est affecté par des bruits anthropogéniques, est ainsi plus élevée que celle du chant d'individus conspécifiques habitant en milieu isolé. Dubois et Martens (1984) ont constaté que les oiseaux qui vivent près des cascades et des rivières produisent des vocalisations aiguës dans des gammes de fréquences étroites qui contrastent avec le bruit de fond de l'eau. Ce comportement d'adaptation du chant au niveau de bruit ambiant est également possible à court terme (Potvin et Mulder 2013). Cette plasticité vocale permet aux oiseaux d'ajuster les vocalisations en réponse aux modifications de l'environnement acoustique immédiat, de manière à optimiser la transmission du signal. Une exposition temporaire à de basses fréquences comme celles produites par les villes entraîne une augmentation significative de la fréquence du chant chez plusieurs espèces d'oiseaux (Halfwerk et Slabbekoorn 2009; Hanna *et al.* 2011; Lazerte *et al.* 2017). À court terme, les oiseaux qui tentent de communiquer en présence d'insectes évitent de le faire aux mêmes fréquences et en même temps que ceux-ci pour augmenter la détection du signal et la discrimination par les destinataires (Luther et Gentry 2013). D'autres études (Francis *et al.* 2011; Rios-Chelen *et al.* 2012a) ont démontré que la durée des chants peut être influencée

par l'intensité du bruit environnant. En effet, une variation de la longueur des chants a été observée chez certains oiseaux comme étant une stratégie de communication visant à s'assurer que l'auditeur distinguera le signal sonore émit par l'émetteur. Cette stratégie est toutefois très variable d'une espèce à l'autre. En effet, certaines espèces, telles que le viréo gris (*Vireo vicinior*) et le moucherolle vermillon (*Pyrocephalus rubinus*), allongent leurs chants, alors que d'autres comme le viréo plombé (*Vireo plumbeus*) raccourcissent leur durée (Francis *et al.* 2011; Rios-Chelen *et al.* 2012b). Certaines espèces seraient même en mesure de modifier la composition en notes de leur chant. Cartwright *et al.* (2014) ont démontré que le chant des carouges à épaulettes associés à des sites bruyants comporte moins de notes introductives, qui constituent un élément important de la reconnaissance individuelle et de la formation du répertoire. Ces travaux tendent à confirmer l'influence de l'environnement sur l'exécution du chant des oiseaux. Chaque espèce semble donc utiliser une combinaison de modifications spécifiques afin d'obtenir un chant aisément distinguishable dans un environnement bruyant (Francis *et al.* 2011). L'apprentissage du chant lui confère une certaine plasticité permettant aux oscines de l'adapter à l'environnement acoustique local (Rios-Chelen *et al.* 2012b). Les oiseaux chanteurs auraient donc une meilleure capacité à modifier les caractéristiques acoustiques de leur chant en réponse à un niveau de bruit élevé que les suboscines; ces derniers étant plus vulnérables à la pollution sonore (Rios-Chelen *et al.* 2012b).

1.2.4 Perception du son chez l'oiseau

Bien qu'on en sache beaucoup sur l'audition, la production vocale et la communication vocale chez les oiseaux, leur perception des signaux sonores reste encore mystérieuse. Plusieurs études suggèrent que les oiseaux perçoivent les caractéristiques spectrales, temporelles et peut-être même la syntaxe des chants aviaires (Knudsen et Gentner 2010; Dooling et Prior 2017). Il existe également de nombreuses preuves selon lesquelles les oiseaux seraient plus sensibles que les humains à certains aspects de leur chant (Dooling et Prior 2017). Les oiseaux ont à la fois une grande sensibilité à la structure fine fréquentielle,

temporelle et peuvent être en mesure de concentrer leur attention auditive sur les détails acoustiques de leurs vocalisations.

En plus d'entendre des tonalités simples, le système auditif aviaire est également en mesure de distinguer différentes tonalités, ce qui implique l'existence d'un seuil minimal de détection de ces différences de tonalité. En général, les oiseaux sont assez sensibles aux variations de fréquence et peuvent discriminer des variations de l'ordre de 1% (Knudsen et Gentner 2010). La sensibilité des oiseaux aux variations de fréquence dépend du type de modulation de fréquence et de la gamme de fréquences porteuses. Les oiseaux entendent de façon optimale entre 1 et 5 kHz (Brenowitz 1982; Okanoya et Dooling 1987; Knudsen et Gentner 2010). À ce sujet, Aubin et ses collaborateurs (2004) ont étudié la reconnaissance individuelle chez la paruline à paupière blanche (*Myiothlypis leucoblephara*), une espèce qui ne présente a priori qu'un seul type de chant très similaire entre les individus au niveau des modulations de fréquences du signal. Leur analyse a permis de détecter que les différences entre les individus sont principalement dues à un écart de fréquence entre deux notes successives à la fin de la première moitié du signal. Cela signifierait que les espèces ayant des répertoires composés d'un seul chant seraient sensibles aux différences relativement subtiles dans les chants. En ce qui a trait à l'intensité, les oiseaux ont besoin d'une variation d'environ 3 dB pour détecter un changement entre deux sons successifs (Brenowitz 1982; Okanoya et Dooling 1987; Knudsen et Gentner 2010).

L'humain traite, en général, la musique et la prosodie en parole en utilisant la fréquence relative (perception de la hauteur d'un son) et les relations entre les notes ou les hauteurs de voix successives, plutôt que de mémoriser la fréquence spécifique, ou fréquence absolue, de chaque note ou de chaque unité prosodique (Gillis 1990). Par exemple, si *Jingle Bells* est joué sur une octave puis transposé sur une autre octave, la plupart des auditeurs reconnaîtront toujours la mélodie, car ils la transposent mentalement. De plus, si le rythme ou la vitesse de lecture change, les auditeurs peuvent toujours identifier la mélodie, car le cerveau perçoit les relations et stocke les éléments perçus sur une base relationnelle. Les oiseaux possèdent également cette capacité à transposer, c'est-à-dire à percevoir, coder et généraliser des règles

relationnelles (Gillis 1990). S'ils ne peuvent, pour une raison quelconque, percevoir la fréquence absolue, ils ont alors recours à la fréquence relative pour distinguer les stimuli (Gillis 1990). Il existe ainsi une hiérarchie de stratégies de traitement de la fréquence, qui commence par un traitement de la fréquence absolue et se développe automatiquement avec l'expérience en traitement de la fréquence relative.

Nelson et Marler (1989) ont également proposé dans leurs recherches sur le bruant des marais que les oiseaux puissent former des catégories perceptuelles. En effet, ces derniers semblent être en mesure de classer les signaux sonores perçus dans des catégories spécifiques à leur espèce ou à d'autres espèces. Les chercheurs ont étudié la réponse de défense territoriale d'individus composant une population de bruants des marais, dont le chant typique a une fréquence maximale moyenne de 4365 ± 325 Hz (Nelson et Marler 1989). En diffusant des chants artificiels dont la fréquence est passée de 4400 à 5215 Hz, soit une augmentation de plus de deux fois l'écart type, l'intensité de la réponse territoriale diminue. Des changements importants dans la réponse des oiseaux ont également été constatés lorsque d'autres caractéristiques du chant, telles que le nombre de notes dans un chant, la durée des notes dans le trille terminal ou la durée des intervalles temporels entre les notes, ont été modifiées individuellement par des valeurs supérieures à l'écart type. Les oiseaux cessaient de reconnaître, ou du moins, reconnaissaient moins bien les chants après qu'ils aient été modifiés. Ces résultats indiquent que les oiseaux sont aptes à estimer l'étendue de la variation naturelle des caractéristiques des chants conspécifiques (Nelson et Marler 1989).

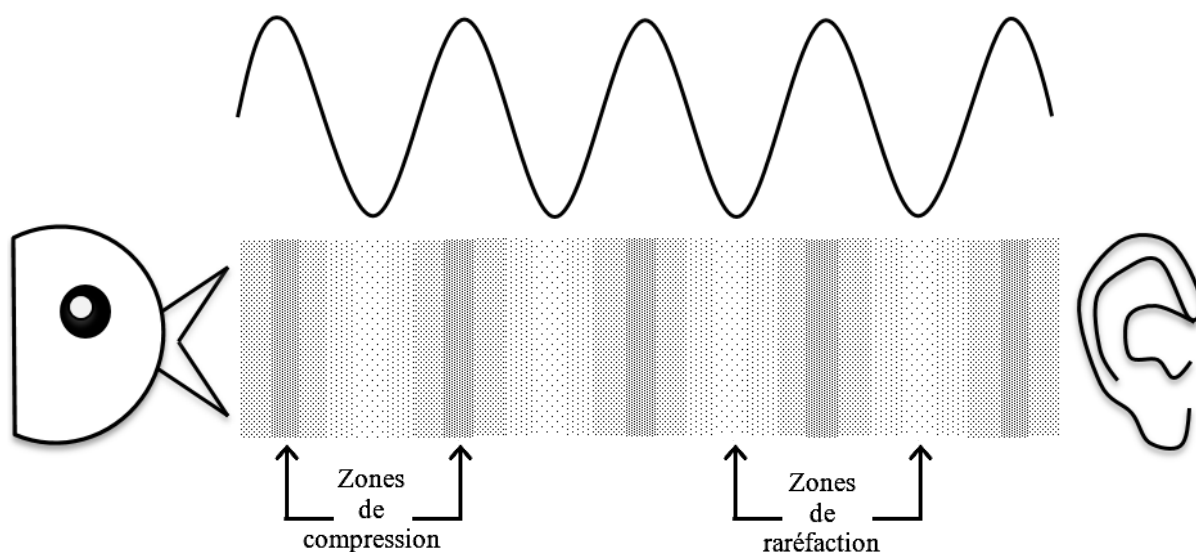
Les signaux acoustiques évoluant dans le temps, les oiseaux ont également la capacité de traiter la structure temporelle de ces derniers. En général, le seuil d'audibilité diminue à mesure que la durée d'un signal sonore augmente. Ainsi, plus un signal dure longtemps, plus il est détecté facilement (Knudsen et Gentner 2010). Dooling *et al.* (2002) ont mené des expériences comportementales mesurant la capacité de trois espèces d'oiseaux à discriminer des sons complexes de périodes (durée) différentes. Les oiseaux ont été en mesure de distinguer des sons dont la période est aussi courte que 1 à 2 millisecondes (ms). À titre comparatif, l'humain est incapable de discriminer des sons complexes de périodes inférieures

à environ 3 à 4 ms (Dooling *et al.* 2002). Le seuil de détection d'intervalle, qui mesure l'intervalle temporel minimal pouvant être perçu entre deux sons, est une autre mesure de l'acuité temporelle. La valeur de ce seuil serait de 2 à 3 ms chez les oiseaux (Knudsen et Gentner 2010). Les intervalles inférieurs à 2 à 3 ms dans les vocalisations ne pourraient ainsi pas être perçus. Les oiseaux peuvent donc percevoir des changements dans la structure temporelle des ondes complexes sur de très courtes périodes. Ils sont ainsi capables d'une résolution temporelle plus précise pour les sons complexes que celle observée chez l'humain.

1.3 Analyse du chant chez l'oiseau : approches méthodologiques utilisées pour la description acoustique du chant

1.3.1 Prémisses acoustiques

Un son est une sensation auditive qui provient de la vibration d'un corps (Lieberman 1988). Lorsqu'un corps entre en vibration dans un milieu compressible, il met en mouvement les molécules qui l'entourent (MacKay 1987). Ces molécules se mettent à osciller autour de leur position d'équilibre et s'entrechoquent entre elles, ce qui crée des variations de pression qui se propagent de proche en proche dans le milieu. L'onde de pression ainsi formée est caractérisée par une succession de zones de compression et de zones de raréfaction des molécules qui composent l'air (Figure 1; Lieberman 1988; Mindlin et Laje 2005). Cette onde de pression, qui voyage dans un milieu élastique, est une onde sonore. Le récepteur perçoit la variation de pression par rapport à la pression atmosphérique.



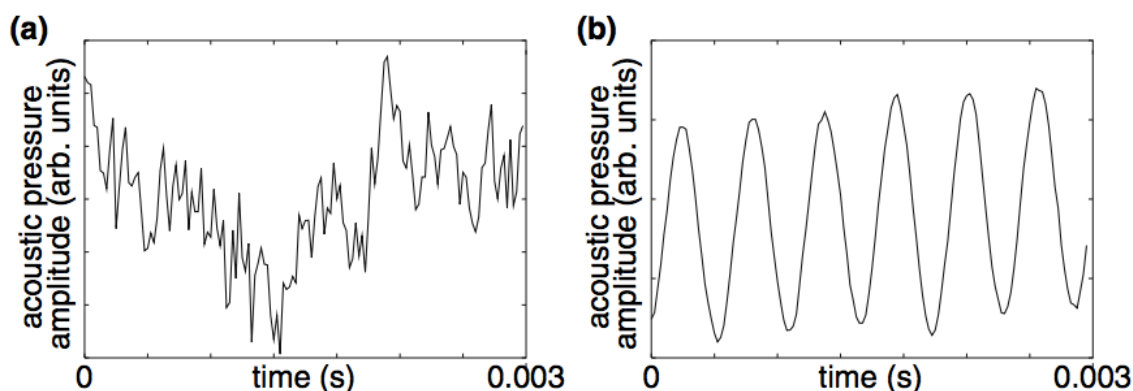
© Stéphanie Bergeron

Figure 1. Manifestation physique d'une onde sonore dans l'air.

Une onde sonore peut, en première approximation, être caractérisée selon trois dimensions : le temps, la fréquence et l'amplitude (Ladefoged 1996). Le temps est généralement exprimé en millisecondes. La fréquence en Hertz (Hz) désigne le nombre d'oscillations effectuées par seconde par un signal sonore (Mindlin et Laje 2005). La fréquence participe à la perception de la hauteur, qui est définie comme aiguë lorsque la fréquence est élevée et de grave lorsque la fréquence est basse (Lieberman 1988; Martin 2008). Pour sa part, l'amplitude, exprimée en décibel (dB), caractérise l'ampleur des variations de pression par rapport à la position de repos (Lieberman 1988; Martin 2008). Le décibel (dB) est l'unité de mesure qui représente l'intensité sonore perceptible par l'oreille humaine.

Les ondes sonores peuvent être apériodiques ou périodiques (Figure 2). Les ondes apériodiques sont caractérisées par des variations de pression rapides et irrégulières qui n'obéissent pas à des lois mathématiques de type sinusoïdal (Ashby et Maidment 2005; Mindlin et Laje 2005). Les ondes apériodiques sont perçues par l'oreille comme étant des

bruits. Les ondes sonores périodiques simples, pour leur part, décrivent un mouvement sinusoïdal (Ashby et Maidment 2005). Quant aux ondes périodiques complexes, elles décrivent un mouvement non sinusoïdal. En ne considérant ni l'atténuation (voir section 1.2.3.1) ni la réverbération, on pourrait considérer théoriquement qu'une onde périodique se reproduit à l'identique à intervalle de temps régulier. Cet intervalle temporel séparant deux états vibratoires identiques et successifs est appelé période (Mindlin et Laje 2005).

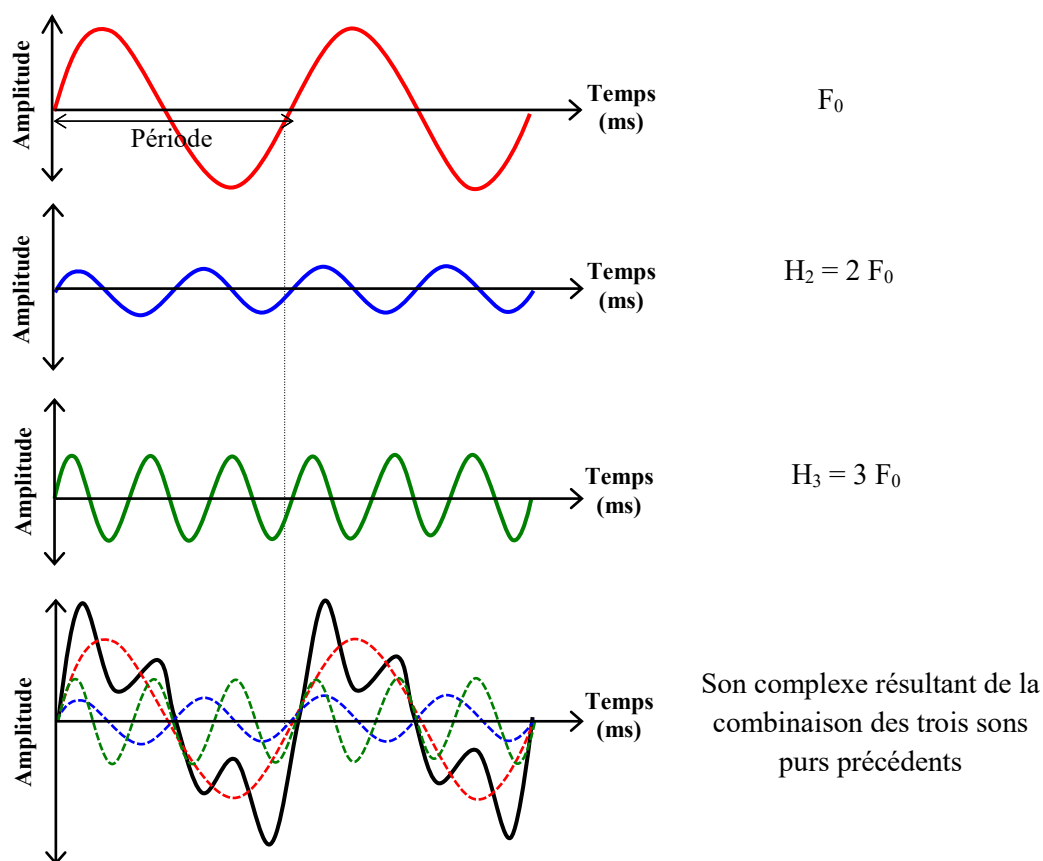


(Reproduit avec la permission de Mindlin GB et Laje R. 2005. *The Physics of Birdsong*. Springer, Berlin, 157 p.)

Figure 2. (a) Onde sonore aperiodique, appelée « bruit », représentée par du vent enregistré dans un champ; (b) Onde sonore périodique représentée par une portion du chant du grand grèbe (*Podiceps major*).

Il existe deux types d'ondes périodiques : les ondes périodiques simples (ou sinusoïdales) et les ondes périodiques complexes (ondes non sinusoïdales). Une onde périodique simple est composée d'une seule onde sinusoïdale (Mindlin et Laje 2005). Les sons purs ou simples ne comportent qu'une seule fréquence et la courbe les représentant est sinusoïdale (Ladefoged 1996). Les sons purs sont très rares en nature. La plupart du temps, un son est la résultante de plusieurs sons simples qui le composent. Ce type de son dit « complexe » est composé de sons purs de fréquences et d'amplitudes différentes (Ladefoged 1996). En effet, en application du théorème de Fourier, à chaque instant, l'amplitude d'une onde complexe

correspond à la somme des amplitudes des ondes simples qui la composent. La fréquence du son complexe, quant à elle, correspond à celle de la première sinusoïde, celle dont la fréquence est la plus basse, et est appelée « fréquence fondamentale » ou « F_0 » (Mindlin et Laje 2005). Les autres ondes simples qui composent une onde complexe, qu'on appelle des harmoniques (H), présentent des fréquences multiples de la fréquence fondamentale. Les harmoniques sont donc des multiples entiers de la fréquence fondamentale. Ainsi, la fréquence de $H_2 = 2F_0$, la fréquence de $H_3 = 3F_0$ et ainsi de suite. Un son complexe se présente sous la forme d'une onde périodique non sinusoïdale qui présente l'itération d'un cycle d'oscillation à intervalles temporels réguliers (Figure 3). Sa structure fréquentielle résulte de la superposition des composantes harmoniques : la fondamentale de fréquence F_0 à laquelle se combinent les harmoniques, dont les fréquences sont des multiples de la F_0 (Lieberman 1988; Mindlin et Laje 2005).



(Adaptée avec la permission de Martin P. 2008. Phonétique acoustique : Introduction à l'analyse acoustique de la parole. Armand Colin, Paris, 63 p.)

Figure 3. Onde complexe résultant de la superposition de trois sons purs de fréquences différentes.

Classiquement, trois représentations sont utilisées lors de l'analyse de la structure des signaux acoustiques : l'oscillogramme, la coupe spectrale et le spectrogramme en bandes étroites (Casserly et Pisoni 2010). L'oscillogramme est une représentation bidimensionnelle de l'amplitude en fonction du temps tel qu'illustré sur la Figure 3 (Casserly et Pisoni 2010). La coupe spectrale, elle, illustre la variation de l'amplitude en fonction de la fréquence. Le spectre permet de visualiser la composition fréquentielle d'un son à un moment t . Il s'agit d'une représentation statique. Le spectrogramme, quant à lui, est une représentation tridimensionnelle d'un signal sonore sur laquelle le temps se déploie en abscisse, la fréquence

en ordonnée et l'amplitude, encodée par le degré de noirceur du trait (Figures 4 et 5; Munot et Nève 2002; Mindlin et Laje 2005).

1.3.2 Outils d'analyse acoustique

Il existe un large éventail de logiciels, qui permettent d'analyser un signal sonore à partir d'une représentation spectrographique et qui sont utilisés pour analyser les signaux vocaux des oiseaux, dont entre autres *Canary* (Appleby et Redpath 1997), *Loughborough Sound Images Speech Workstation* (Gilbert *et al.* 1994) et *Kay SonaGraph* (Eakle *et al.* 1989; Galeotti *et al.* 1993). D'autres comme *Avisoft SASLab* (Delport *et al.* 2002; Chelen *et al.* 2005; Tripp et Otter 2006; Fitzsimmons *et al.* 2008; Hoodless *et al.* 2008; Xia *et al.* 2010), *RAVEN* (Fernandez-Juridic *et al.* 2009; Kirschel *et al.* 2011), *SYNTANA* (Grava *et al.* 2008) et *SIGNAL* (Lovell et Lein 2004b) ont même été spécifiquement conçus pour l'analyse des émissions vocales des animaux. Les deux logiciels les plus fréquemment rencontrés dans les contributions consacrées aux populations aviaires sont *Avisoft SASLab* et *RAVEN*.

Le principal avantage du logiciel *Avisoft SASLab* est de permettre une automatisation complète des analyses acoustiques (Avisoft Bioacoustics 2012). L'outil de mesure automatique des paramètres sonores peut considérablement accélérer l'acquisition des données. Une fois les données sonores numérisées, une large gamme de paramètres peut être mesurée sur le spectrogramme, dont entre autres des paramètres relatifs au temps (durée des éléments, durée des silences entre les éléments, etc.), à la fréquence (maximale, minimale, fréquence des pics, etc.) et à l'amplitude (maximale, minimale, amplitude des pics). D'autres mesures peuvent être effectuées automatiquement sur chaque élément du signal sonore, dont entre autres, la fréquence initiale, finale, moyenne et centrale, l'amplitude maximale et plus encore (Avisoft Bioacoustics 2012). Si les fichiers sonores à analyser ne permettent pas une mesure automatique des paramètres sonores, il existe différents modes curseur qui permettent de mesurer ces derniers manuellement. L'inconvénient de ce logiciel est son coût élevé.

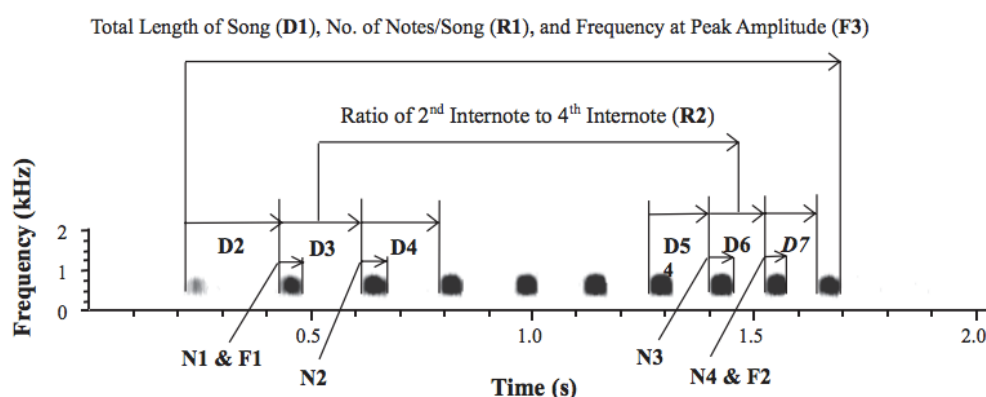
Le logiciel *RAVEN*, quant à lui, permet de mesurer la valeur de nombreux paramètres à l'intérieur de fenêtres de prélèvement, définies manuellement par l'observateur sur le spectrogramme (The Cornell Lab of Ornithology 2012). Une fenêtre de prélèvement est une partie spécifiée du signal sonore avec une durée, une fréquence maximale et une fréquence minimale. À partir des données sonores numérisées, le logiciel mesure principalement des paramètres fréquentiels (fréquence maximale, fréquence minimale, fréquence centrale, étendue fréquentielle, fréquence au 1^{er} quartile, fréquence au 3^e quartile, etc.), temporels (durée de la fenêtre de prélèvement, temps au 1^{er} quartile, temps au 3^e quartile, durée interquartile, temps central, temps au minimum ou au maximum d'amplitude, etc.) et relatifs à l'amplitude (maximale, minimale, etc.; The Cornell Lab of Ornithology 2012) sur un spectrogramme. Il est moins dispendieux que le logiciel *Avisoft SASLab*, mais les mesures prises sur le spectrogramme dépendent entièrement de la précision dans la sélection des fenêtres de prélèvement par un observateur.

D'autres programmes plus puissants et plus flexibles fournissent un accès direct aux données sonores et à une variété d'algorithmes d'analyse en plus de permettre la création de scripts pour accomplir des fonctions personnalisées (Owren 2008). Le logiciel *Praat* (Boersma et Weenink 2011) entre dans cette catégorie, même s'il inclut une interface graphique avec des menus déroulants. En plus de sa puissance, le logiciel est aussi gratuit et *open source*. Cette combinaison a rendu *Praat* très populaire en science de la parole. Le logiciel est devenu un standard international en phonétique expérimentale. Le programme a également trouvé dans les dernières années de nombreuses utilisations en bioacoustique, notamment pour l'étude des productions sonores de la faune aviaire (Riede *et al.* 2015; Engesser *et al.* 2016; Villegas *et al.* 2018). Ce logiciel présente un compromis entre facilité d'utilisation, polyvalence et puissance (Owren 2008).

1.3.3 Structure et étiquetage des chants

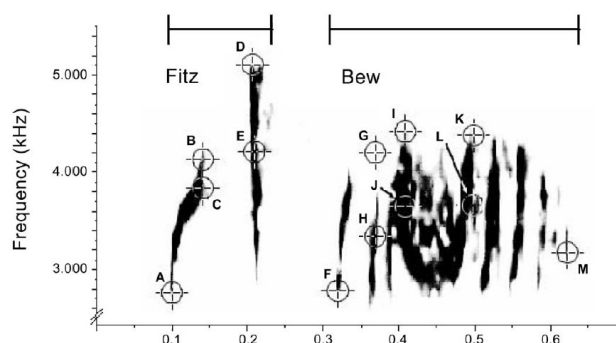
Les approches méthodologiques utilisées pour déterminer si l'identification vocale est possible peuvent varier en fonction de l'espèce à l'étude, mais surtout en fonction de la

structure acoustique du chant étudié. Il existe probablement autant de structures différentes qu'il existe d'espèces. Certaines possèdent même un répertoire vocal complexe qui comprend plusieurs vocalisations. Dans ces cas, les chercheurs sélectionnent généralement la vocalisation la plus communément entendue comme marqueur d'identification (Gilbert *et al.* 1994; Delport *et al.* 2002; Fernandez-Juridic *et al.* 2009). La complexité de la structure d'un chant se définit par le degré de complexité et la diversité des unités acoustiques que forme l'évolution de la fréquence dans le temps. Ainsi, certaines espèces, telles que le petit-duc des montagnes (*Megascops kennicottii*), possèdent un chant relativement simple comprenant une série de 6 à 20 unités acoustiques très similaires dont le débit augmente en fin de chant (Figure 4; Tripp et Otter 2006), alors que d'autres comme le moucherolle des saules (*Empidonax traillii extimus*; Figure 5; Fernandez-Juricic *et al.* 2009) présentent un chant très élaboré avec des unités acoustiques complexes et diffuses.



(Reproduit avec la permission de Tripp TM et Otter KA. 2006. Vocal individuality as a potential long-term monitoring tool for Western Screech-owls, *Megascops kennicottii*. Canadian Journal of Zoology, 84 : 744-753)

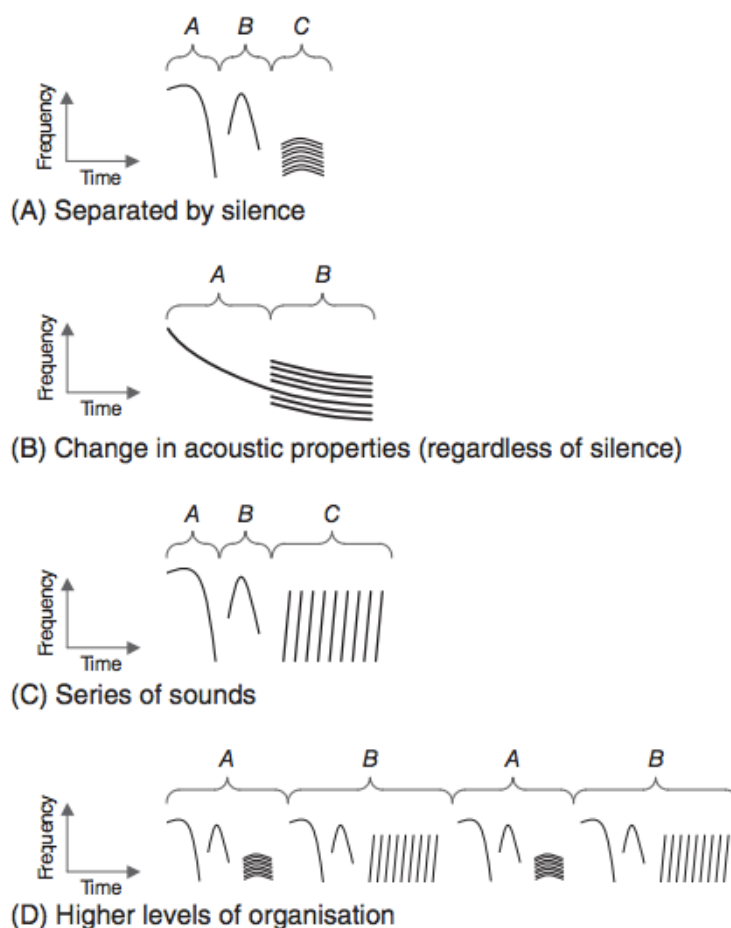
Figure 4. Spectrogramme du chant d'un petit-duc des montagnes (*Megascops kennicottii*).



(Reproduit avec la permission de Fernandez-Juricic E, del Nevo AJ et Poston R. 2009. Identification of individual and population-level variation in vocalizations of the endangered Southwestern Willow Flycatcher (*Empidonax traillii extimus*). Auk, 126 : 89-99)

Figure 5. Spectrogramme du chant Fitz bew d'un moucherolle des saules (*Empidonax traillii extimus*). Les lettres représentent les lieux de prises de mesures choisis par les chercheurs.

En considérant la littérature consultée, la façon d'étiqueter le chant est directement liée à la structure de ce dernier. L'étiquetage du chant repose avant tout sur l'appréciation que les chercheurs ont des représentations spectrographiques. Kershenbaum et ses collaborateurs (2016) ont étudié les séquences acoustiques animales non humaines et ont répertorié des critères couramment utilisés pour séparer les unités acoustiques potentielles : 1) l'apparition d'un intervalle silencieux entre deux éléments acoustiques sur le spectrogramme (Figure 6A), 2) une modification des propriétés acoustiques à un moment donné sans la présence d'un intervalle silencieux (Figure 6B), 3) la manifestation d'une série de sons similaires caractéristiques des trilles (Figure 6C) et 4) l'apparition d'une structure hiérarchique complexe dans la séquence, dans laquelle les combinaisons de sons, qui pourraient autrement être considérées comme des unités à part entière, apparaissent toujours ensemble (Figure 6D). La délimitation des unités par des intervalles silencieux est le critère le plus fréquemment utilisé.



(Reproduit avec la permission de Kershenbaum A, Blumstein DT, Roch MA, Akçay Ç, Backus G, Bee MA, Bohn K, Cao Y, Carter G, Casar C, Coen M, DeRuiter SL, Doyle L, Edelman S, Ferrer-i-Cancho R, Freeberg TM, Garland EC, Gustison M, Harley HE, Huetz C, Hughes M, Bruno JH, Ilany A, Jin DZ, Johnson M, Ju C, Karnowski J, Lohr B, Manser MB, McCowan B, Mercado III E, Narins PM, Piel A, Rice M, Salmi R, Sasahara K, Sayigh L, Shiu Y, Taylor C, Vallejo EE, Waller S et Zamora-Gutierrez V. 2016. Acoustic sequences in non-human animals : A tutorial review and prospectus : Acoustic sequences in animals. *Biological Reviews*, 91 : 13-52)

Figure 6. Critères utilisés pour délimiter les unités acoustiques apparaissant sur un spectrogramme.

Les chercheurs catégorisent les unités acoustiques qui apparaissent sur un spectrogramme quantitativement à l'aide de mesures fréquentielles et temporelles. Les chants peuvent être divisés en phrases (Lovell et Lein 2004b; Fernandez-Juridic *et al.* 2009), en syllabes (Delpont *et al.* 2002; Fitzsimmons *et al.* 2008; Grava *et al.* 2008), en éléments (Gilbert *et al.* 1994;

Chelen *et al.* 2005) ou encore en notes (Eakle *et al.* 1989; Galeotti *et al.* 1993; Tripp et Otter 2006; Kirschel *et al.* 2011). Ils peuvent comprendre une partie introductive (Chelen *et al.* 2005; Xia *et al.* 2010; Kirschel *et al.* 2011), sifflée (Hoodless *et al.* 2008; Xia *et al.* 2010), de fréquence constante (Xia *et al.* 2010), de fréquence modulée (Chelen *et al.* 2005; Appleby et Redpath 1997; Xia *et al.* 2010), de haute fréquence (Chelen *et al.* 2005) ou encore de basse fréquence (Hoodless *et al.* 2008). Une des méthodes d'étiquetage les plus courantes consiste à désigner la phrase, la syllabe, l'élément ou la note par un chiffre qui témoigne de son ordre d'apparition dans le chant (Gilbert *et al.* 1994; Delport *et al.* 2002; Chelen *et al.* 2005; Xia *et al.* 2010). Cette méthode est généralement utilisée lorsque les motifs que forme l'évolution de la fréquence sur le spectrogramme sont bien définis comme c'est le cas pour le petit-duc des montagnes (Tripp et Otter 2006; Figure 4). Si les motifs sont plus complexes et diffus, le chant est plutôt désigné par son onomatopée; généralement celle la plus couramment utilisée par les ornithologues (Gilbert *et al.* 1994; Lovell et Lein 2004b; Fitzsimmons *et al.* 2008; Grava *et al.* 2008;). Par exemple, le chant du moucheron des saules est associé à l'onomatopée *Fitz bew* (Fernandez-Juridic *et al.* 2009; Figure 5). Ce dernier est donc divisé en deux parties, dont une correspond au *Fitz* et l'autre au *bew*.

Le chant des oiseaux est composé d'éléments acoustiques individuels exécutés dans un ordre temporel particulier (Berwick *et al.* 2011). Ces éléments acoustiques peuvent ainsi être combinés pour former des séquences de longueur variable. Une séquence d'éléments acoustiques peut par exemple former des syllabes, ces syllabes peuvent former des motifs et ces motifs peuvent former des parties de chant (Kershenbaum *et al.* 2016). Chaque élément acoustique est doté de propriétés distinctes. Chaque combinaison formée par ces éléments acoustiques code donc une information particulière pouvant être distinguée (Kershenbaum *et al.* 2016). La position relative des éléments acoustiques les uns par rapport aux autres est importante et les oiseaux sont sensibles à la configuration temporelle de ces éléments (Nelson et Marler 1989; Knudsen et Gentner 2010). Par exemple, un oiseau peut apprendre à reconnaître les éléments acoustiques A et D (où les lettres désignent différents motifs formés) et la séquence ABCD avec les éléments dans un certain ordre. Si tel est le cas, la présentation des mêmes éléments dans un ordre différent peut affecter la reconnaissance du chant. Par

exemple, des étourneaux sansonnets formés à reconnaître des chants naturels ont beaucoup plus de mal à reconnaître ces chants originaux connus lorsque les éléments sont assemblés dans un ordre aléatoire que lorsque les éléments suivent l'ordre naturel original (Gentner et Hulse 1998). Les étourneaux sont également en mesure d'apprendre le motif ABCD, dans lequel les lettres désignent cette fois-ci un ensemble d'éléments familiers pouvant apparaître de façon récurrente dans les chants. Ces derniers sont donc en mesure d'extraire certaines règles de configuration à partir des séquences de signaux vocaux et ces règles syntaxiques peuvent avoir un niveau de complexité remarquable (Gentner *et al.* 2006).

1.4 Description de l'espèce à l'étude et problématique

Découverte en 1808 par Alexander Wilson, la paruline à gorge grise (*Oporornis agilis* Wilson) est un passereau aux mœurs discrètes (Ibarzabal *et al.* 1995). D'ailleurs, ce n'est que 75 ans après sa découverte que le premier nid a été localisé et il fallu patienter encore une quarantaine d'années avant que d'autres ne le soient (Bent 1963; Ibarzabal *et al.* 1995). L'espèce évolue principalement au sol, ce qui rend son observation très difficile (Ibarzabal *et al.* 1995). La biologie et le comportement de l'espèce ne sont pas encore bien documentés, ce qui en fait, selon Pitocchelli et ses collaborateurs (1997), l'un des oiseaux les moins connus et étudiés en Amérique du Nord. En effet, il semble n'exister à ce jour aucune étude d'envergure consacrée à l'espèce. Les mœurs très discrètes de ce passereau peuvent être à l'origine de ce manque de documentation. En période de nidification, son chant puissant permet sa détection et sa localisation à bonne distance. Seuls les mâles chantent, et ce, tôt le matin principalement au cours du mois de juin où ils sont à la recherche d'une partenaire (Saulnier 2012).

Au Canada, la paruline à gorge grise (ci-après abrégée PAGG) est réputée nicher de l'est de la Colombie-Britannique jusqu'à l'ouest du Québec en passant par le centre des Prairies et de l'Ontario. Elle est également répertoriée au nord de quelques États américains adjacents aux Grands Lacs, soient le Minnesota, le Wisconsin et le Michigan (Godfrey *et al.* 1990;

Pitocchelli *et al.* 1997). Son habitat varie en fonction de sa répartition géographique. En Colombie-Britannique, l'espèce niche dans de vieilles peupleraies ouvertes, alors qu'en Ontario, elle habite de vastes tourbières à épinettes noires (*Picea mariana*) et à mélèzes laricins (*Larix laricina*), où le sol est dense en sphaignes (*Sphagnum*) et en différentes espèces de la famille des éricacées (McLaren 2007). Dans la région des Prairies, l'oiseau occupe les deux habitats mentionnés précédemment (Pitocchelli *et al.* 1997). Au Québec, la PAGG est présente de l'Abitibi à la Côte-Nord et elle occupe majoritairement des pinèdes grises, dont le sol, également riche en éricacées, est constitué de dépôts fluvioglaciers correspondant à ceux de deltas postglaciaires ou d'esker (Ibarzabal *et al.* 1995, Louis Imbeau comm. pers.). La grande diversité d'habitats occupés par cette espèce peut suggérer l'existence d'écotypes différents, dont l'un d'entre eux serait possiblement propre au Québec et ses forêts de pins gris (*Pinus banksiana*).

Partenaire d'envol (Rich *et al.* 2008) estime la population mondiale de PAGG à 1 200 000 individus. Le même organisme la classe parmi les oiseaux connaissant un déclin marqué avec une diminution jusqu'à ce jour de 70% de sa population. *NatureServe Explorer* (2018), quant à lui, estime que la population mondiale comprend entre 100 000 et 1 000 000 d'individus et que le déclin à long terme de cette population se situe entre 30 et 50%. Plus spécifiquement, la PAGG est considérée comme une espèce vulnérable en Colombie-Britannique et au Michigan, alors qu'en Saskatchewan et au Wisconsin elle est en péril (NatureServe Explorer 2018). En ce qui concerne le Québec, aucune donnée relative à l'effectif de sa population n'est disponible. Cependant, les recensements effectués par le Laboratoire d'écologie végétale et animale de l'UQAC laissent supposer que l'effectif québécois ne dépasserait pas 1 000 individus (J. Ibarzabal comm. pers.). En dépit du fait que le nombre d'individus soit potentiellement faible dans la province, cette espèce n'est toujours pas considérée comme menacée ou vulnérable, puisqu'elle n'a pas fait l'objet d'une évaluation par le Comité sur la situation des espèces en péril du Canada (COSÉPAC). Le fait que la distribution géographique des individus soit limitée à quelques sites et que très peu de nouvelles localisations aient été découvertes par les ornithologues tend à appuyer l'hypothèse d'une population restreinte géographiquement circonscrite (EPOQ 2009). Les populations

québécoises, voire même l'écotype québécois, pourraient donc être à risque sur le plan de la conservation et les mœurs discrètes de la PAGG font en sorte qu'elle pourrait être amenée à disparaître avant même que les gestionnaires de la faune n'aient eu le temps de réagir.

Ajoutons qu'au Québec, et plus particulièrement au Saguenay–Lac-Saint-Jean, les peuplements de pins gris situés sur sol sablonneux sans relief, qui constituent l'essentiel de son habitat, sont convoités pour la culture du bleuet. Ainsi, l'engouement actuel pour cette baie tend à favoriser la disparition de ces pinèdes, qui sont converties en bleuetières. Or, la PAGG nécessite un couvert forestier. Le devenir des parulines dont l'habitat a fait l'objet d'une récolte forestière reste encore inconnu et on ignore si elles sont en mesure de se disperser et coloniser de nouveaux sites. Les critères de sélection des habitats de reproduction demeurent peu documentés. En fait, plusieurs pinèdes grises, qui semblent propices à l'établissement de l'espèce, demeurent inoccupées. Ce constat soulève plusieurs questions. Est-ce un indice de l'incapacité des individus à coloniser d'autres sites lorsque le leur a été détruit ? Ce constat témoigne-t-il d'une population qui, par son faible effectif, ne parvient pas à saturer l'habitat disponible ? Cette observation rend-elle compte de la diminution de la population du potentiel écotype québécois ? Quoi qu'il en soit, la disparition de ces forêts de pins gris est susceptible de menacer la pérennité de cette espèce. Face à la croissance des surfaces destinées à la culture du bleuetier nain (*Vaccinium angustifolium* et *V. myrtilloides*), il est important de s'assurer que les techniques agricoles ne portent pas préjudice aux populations de PAGG au Québec et plus spécifiquement au Saguenay–Lac-Saint-Jean, où la croissance de cette industrie est importante.

Pour ce faire, il serait important d'assurer un suivi des populations québécoises de PAGG en documentant l'abondance des populations (Galeotti et Pavan 1991), la persistance de l'occupation des sites (Gilbert *et al.* 1994; Galeotti et Sacchi 2001), la longévité des individus (Gilbert *et al.* 2002; Terry et McGregor 2002) et le recrutement par de nouveaux individus (Gilbert *et al.* 1994). La technique actuellement utilisée pour identifier la PAGG est le marquage au moyen de bagues de couleur. Le suivi des populations est ensuite effectué par détection visuelle des bagues lorsque les oiseaux sont perchés. Toutefois, cette détection n'est

pas chose aisée étant donné la discrétion de l'espèce. Dans certains cas, il est même impossible d'obtenir tout contact visuel avec les bagues.

L'identification vocale est une alternative qui mérite d'être envisagée afin d'assurer le suivi des populations de cette espèce. Toutefois, compte tenu de la récence de cette technique d'identification, les études réalisées sont peu nombreuses, surtout chez les passereaux. La majorité d'entre elles, porte sur des espèces relativement abondantes et/ou des espèces dont la structure acoustique du chant est assez simple (Delport *et al.* 2002; Wiley 2005; Lovell et Lein 2004b; Tripp et Otter 2006; Fitzsimmons *et al.* 2008; Hoodless *et al.* 2008; Kirschel *et al.* 2011;). La présente étude s'intéresse plutôt à l'individualité vocale d'une espèce discrète peu abondante au Québec. L'objectif général du projet dans lequel s'inscrit cette étude est d'utiliser le chant comme marqueur d'identification individuelle des PAGG. L'identification sonore, si elle s'avère fiable, permettrait d'améliorer l'efficacité et le rendement des suivis de populations de cette espèce. Deux conditions sont préalables à l'identification des individus par leur chant. La variation interindividuelle du signal sonore doit être largement supérieure à la variation intra-individuelle (Terry *et al.* 2005) et il doit y avoir peu de variabilité acoustique au cours du temps (Laiolo *et al.* 2007).

1.5 Objectifs et hypothèses

1.5.1 Objectifs

Les objectifs spécifiques de cette étude sont donc de :

- déterminer si les caractéristiques acoustiques du chant de la PAGG sont suffisamment stables dans le temps et en présence d'un élément perturbateur pour qu'un individu puisse être identifié par l'intermédiaire de ses productions sonores;
- d'évaluer la faisabilité de distinguer les PAGG entre elles;
- de concevoir un système d'étiquetage fin des chants adapté à la PAGG.

1.5.2 Hypothèses

Le chant d'un individu pouvant être influencé par différents facteurs biologiques (âge et niveau de fatigue; Borror 1961; Thomas *et al.* 2003) et environnementaux (réponse territoriale à l'intrusion, niveau de bruit ambiant, propriétés de l'habitat, conditions météorologiques), il est attendu que ce dernier varie individuellement dans le temps, et ce, à toutes les échelles temporelles testées (journalière, saisonnière et annuelle), ainsi qu'en présence d'un élément perturbateur, tel que la présence simulée d'un concurrent sur le territoire.

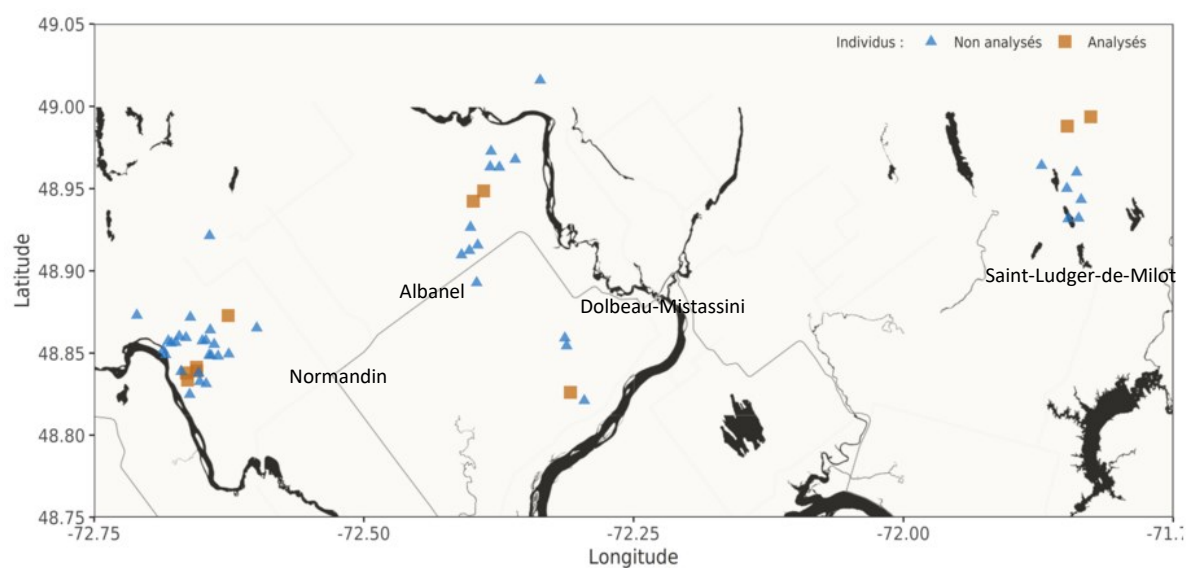
Par contre, d'après la théorie sur l'apprentissage du chant chez les passereaux et étant donné que la territorialité confère une grande stabilité au chant des oiseaux (Petrinovitch 1985), il est possible d'émettre l'hypothèse que le chant de la PAGG est suffisamment stable et distinctif pour qu'un individu puisse être différencié vocalement parmi d'autres individus.

2. MÉTHODOLOGIE

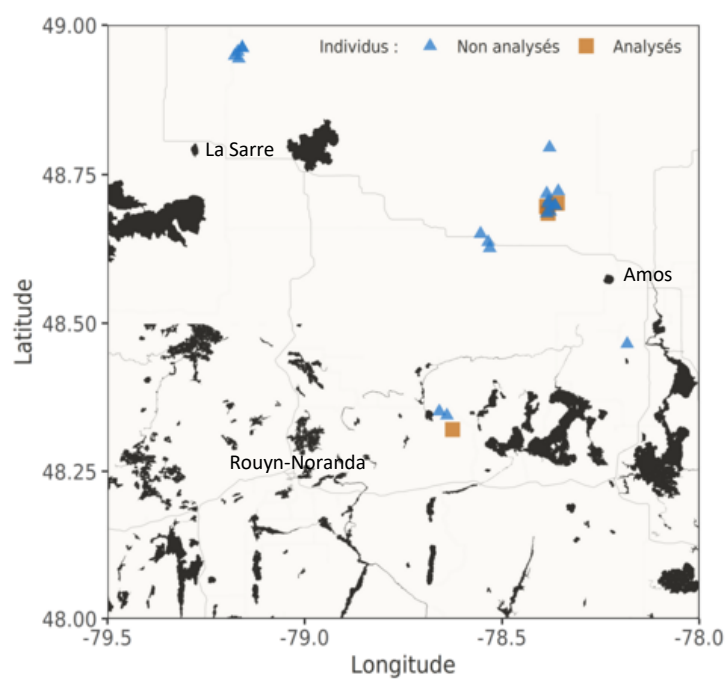
2.1 Échantillonnage

Une revue de littérature des rapports ornithologiques estivaux publiés dans la revue *QuébecOiseaux*, de la base de données ornithologique EPOQ (consulté en 2009; Études des Populations d'Oiseaux du Québec, Saguenay–Lac-Saint-Jean et Abitibi) et de l'Atlas des oiseaux nicheurs du Québec méridional (Ibarzabal *et al.* 1995) a été réalisée pour recenser les sites connus pour avoir accueilli la PAGG en période de nidification au cours des 20 dernières années. De plus, les responsables régionaux du Saguenay–Lac-Saint-Jean et de l'Abitibi, qui valident les observations soumises par les ornithologues à partir de feuillets d'observations, ont été contactés pour obtenir des informations récentes. Les sites à plus fort potentiel ont été visités au cours du mois de juin 2010 (Figure 7). Les sites occupés par l'espèce ont été revisités en juin 2011 et 2012. Au total, 80 individus ont été enregistrés (Figure 7) parmi lesquels 15 ont pu être analysés. Pour être en mesure d'analyser le chant d'un individu, deux conditions devaient être remplies : 1) l'individu devait être enregistré plus d'une fois et 2) nous devions avoir la certitude d'enregistrer le même individu lors du second enregistrement.

A) Lac-Saint-Jean



B) Abitibi



(Source : Stamen Design, CC-BY 3.0 ; réalisées par Vincent Arnaud avec 'R' et la bibliothèque 'ggmap')
 Note : Un bruit (jitter) d'un facteur de 0.02 a été appliqué aux valeurs de longitude et de latitude de chacun de ces points afin d'éviter de trop grands chevauchements et de rendre ces cartes plus lisibles.

Figure 7. Localisation des parulines à gorge grise enregistrées dans les régions du
 A) Saguenay–Lac-Saint-Jean et de B) l'Abitibi.

2.2 Types d'enregistrement et taille des échantillons

Durant chacune des trois campagnes de terrain, quatre types d'enregistrement ont été réalisés. Les trois premiers types visaient à déterminer la variabilité temporelle du chant de l'espèce. Cette variabilité a été vérifiée à trois niveaux : journalier (à court terme), saisonnier (à moyen terme) et annuel (à long terme). Pour la variation journalière du chant ($V_{\text{journalière}}$), quatre individus ont été enregistrés, à des intervalles de 45 minutes à une heure, de l'aube jusqu'à ce qu'ils cessent de chanter vers la fin de la matinée. Une cinquantaine de chants étaient enregistrés à chacune des heures de la matinée sélectionnée. La variabilité du chant en cours de saison ($V_{\text{saisonnière}}$) a été évaluée, auprès de huit individus, en comparant deux enregistrements d'une même PAGG réalisés à une dizaine de jours d'intervalle. Pour chacun des enregistrements, une cinquantaine de chants ont été enregistrés. En ce qui concerne la variabilité annuelle du chant (V_{annuelle}), cinq individus ont été enregistrés une première fois (2010 ou 2011), puis une seconde fois la saison suivante (2011 ou 2012) et voire même une troisième fois lors de la saison 2012. Chaque année, une cinquantaine de chants étaient enregistrés. Dans certains cas, il n'était pas possible d'enregistrer 50 chants pour différentes raisons : l'individu cessait de chanter, le vent se levait et détériorait la qualité de l'enregistrement ou encore, il se mettait à pleuvoir. Le quatrième type d'enregistrement avait pour but d'évaluer la variation du chant en présence d'un élément potentiellement perturbateur du chant ($V_{\text{perturbation}}$). Cette perturbation se voulait une simulation de la présence d'un autre mâle chanteur conspécifique sur le territoire de l'individu enregistré. Cette agression territoriale était simulée grâce à un système d'appel qui diffusait, à l'aide d'un haut-parleur muni d'un amplificateur, le chant d'un autre mâle enregistré. Pour évaluer la variabilité du chant lors d'une agression territoriale, 11 individus ont été enregistrés une première fois (environ 50 chants), puis ils ont été stimulés tout de suite après grâce à la diffusion de trois ou quatre chants du mâle étranger et, finalement, leur réaction immédiate a été enregistrée. Pour la réaction immédiate, dix chants seulement ont été enregistrés, car l'exécution d'une dizaine de chants requiert plus de deux minutes et il est possible qu'à mesure que le temps passe, la réaction d'agression s'estompe. Un même individu pouvait permettre de vérifier plusieurs niveaux de variabilité. Par exemple, l'individu 5 a contribué

à évaluer la $V_{\text{saisonnière}}$, la V_{annuelle} et la $V_{\text{perturbation}}$. Il a ainsi été enregistré deux fois au cours de la même saison, trois années consécutives, ainsi qu'à la suite d'une agression territoriale simulée. Il faut aussi comprendre qu'un même enregistrement de 50 chants peut servir à vérifier plusieurs types de variabilité. Par exemple, un même enregistrement peut être comparé à un autre enregistré au cours de la même saison ($V_{\text{saisonnière}}$), à ceux des deux années suivantes (V_{annuelle}) et à celui simulant à une agression territoriale ($V_{\text{perturbation}}$).

2.3 Protocole et conditions d'enregistrement

Les conditions d'enregistrement suivantes ont été respectées. L'observateur orientait un microphone *shotgun* à haute sensibilité (*Sennheiser* directionnel model ME66), installé sur un trépied, en direction de l'oiseau (Figure 8). Le microphone était recouvert d'une bonnette qui visait à réduire le bruit occasionné par le vent. Notons aussi que cette bonnette, lorsque nécessaire, était imprégnée d'insecticide afin d'éloigner les insectes piqueurs et d'amoindrir les bruits parasites émis par ces derniers.



Figure 8. Système d'enregistrement.

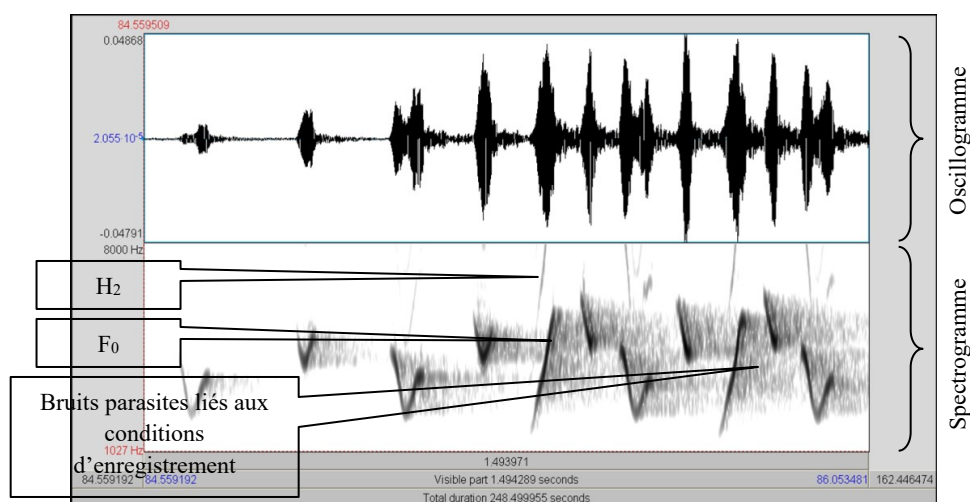
Les enregistrements n'étaient effectués que si l'individu était approximativement situé à moins de 30 m du microphone et que le vent n'affectait par trop la qualité de l'enregistrement. Une fois l'enregistrement débuté, l'observateur s'éloignait d'au moins dix

mètres. Les enregistrements étaient effectués à l'aide d'un enregistreur numérique TASCAM HD-P2, en mono, dans un format non compressé (Waveform Audio File Format, abrégé WAVE) présentant une fréquence d'échantillonnage de 44 100 Hz et une quantification sur 16 bits. Une fois les enregistrements terminés, certains individus étaient capturés et marqués au moyen de bagues de couleur dans le but de renouveler les enregistrements en cours de saison et au cours des années suivantes. La capture était effectuée au moyen de deux filets japonais de 2,6 m \times 12 m avec des mailles de 30 mm disposés sur des bambous. Les oiseaux étaient attirés vers les filets à l'aide du même système d'appel que celui utilisé pour les enregistrements $V_{\text{perturbation}}$. Certains individus de la région du Lac-Saint-Jean avaient déjà été bagués dans le cadre de projets antérieurs (Saulnier 2012; Blais 2014). Au total, 24 individus ont été bagués au cours des trois saisons d'échantillonnage; individus que nous n'avons pas tous été en mesure d'enregistrer une seconde fois. Neuf d'entre eux ont pu l'être. Les individus analysés pour la $V_{\text{saisonnière}}$ et la V_{annuelle} ont été bagués ou étaient déjà bagués afin de s'assurer de leur identité lors d'enregistrements subséquents. Lors de la capture, l'observation du plumage a permis de déterminer que tous les individus bagués étaient au minimum nés l'année précédente. Dans le cas de la PAGG, il est difficile de préciser l'âge lors de la capture en juin (Pyle 1997). Ainsi, il a été impossible de déterminer si les individus capturés avaient un an ou plus de deux ans. Pour la $V_{\text{journalière}}$ et la $V_{\text{perturbation}}$, il n'était pas nécessaire de procéder au baguage des oiseaux, puisque nous sommes demeurés sur le site jusqu'à la fin des enregistrements. Nous avons donc la certitude d'avoir toujours enregistré le même individu (contact visuel).

2.4 Traitement des données

2.4.1 Étiquetage des chants

Les enregistrements numériques ont été traités à l'aide du logiciel *Praat* (Boersma et Weenink 2011). Les fonctions de base de ce logiciel permettent de représenter graphiquement et d'analyser un signal sonore notamment par l'utilisation conjointe d'une représentation oscillographique et spectrographique en bandes étroites, ainsi qu'une courbe de fréquence fondamentale (F_0) telle qu'illustrée à la figure 9. La partie supérieure de cette figure représente un oscillogramme, alors que la partie inférieure présente un spectrogramme du chant complet d'un oiseau. Le temps est indiqué en abscisses, la fréquence en ordonnée et l'amplitude est exprimée par le degré de noirceur des traits (Munot et Nève 2002). Chaque trait rend compte de l'évolution temporelle de la F_0 et des harmoniques. Le degré de noirceur des traits rendant compte de l'intensité des composantes, on s'aperçoit clairement que la F_0 est beaucoup plus intense que les harmoniques supérieurs (notamment H_2).

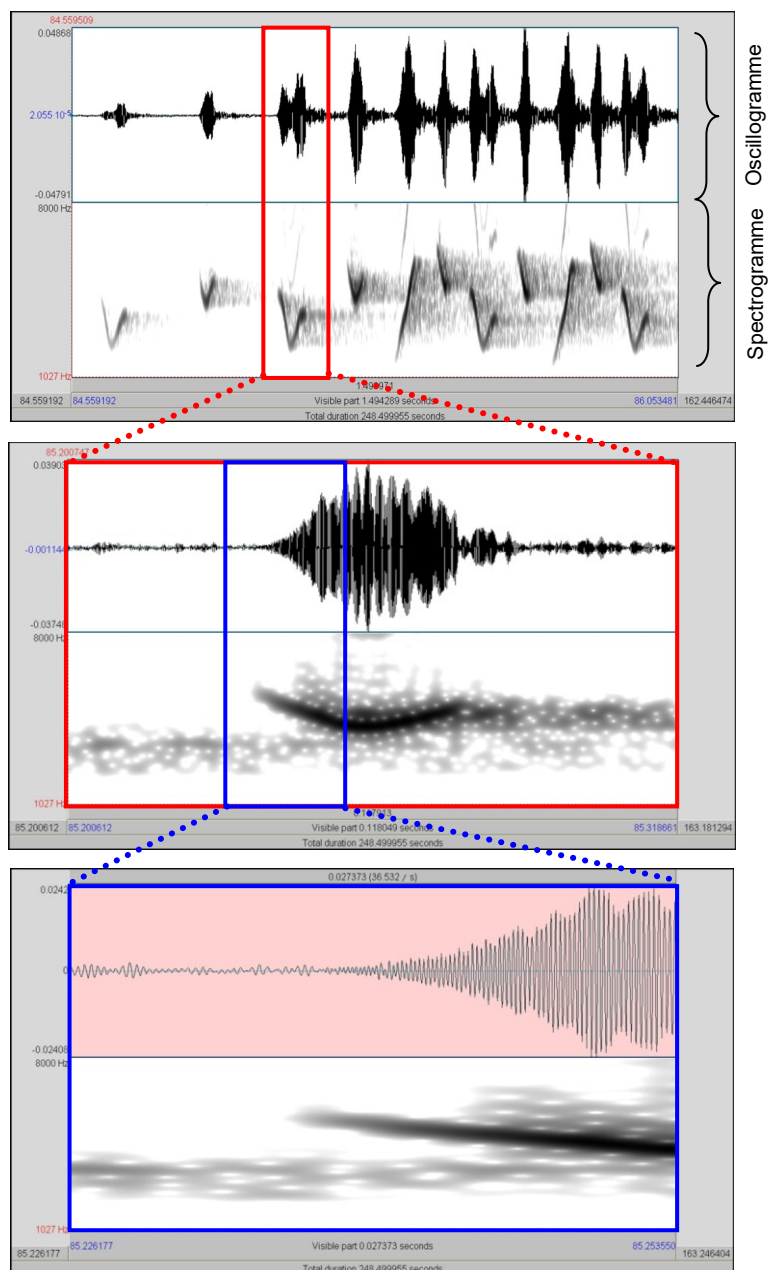


© Stéphanie Bergeron

Figure 9. Oscillogramme et spectrogramme d'un chant d'une paruline à gorge grise.

En agrandissant progressivement les deux représentations (Figure 10), il est possible de constater que les motifs apparaissent sur le spectrogramme lorsque l'ampleur des variations

de pression augmente et qu'une périodicité s'installe sur l'oscillogramme. Ces deux images graphiques rendent compte de l'évolution temporelle des propriétés acoustiques du signal sonore (durée, fréquence et amplitude).



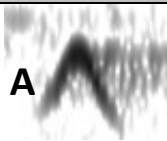

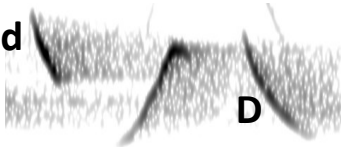
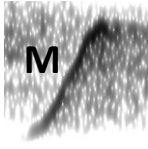
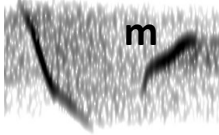
© Stéphanie Bergeron

Figure 10. Agrandissement progressif de l'oscillogramme et du spectrogramme d'un chant de paruline à gorge grise.

L’affichage du spectrogramme a été adapté au chant de la PAGG par l’ajustement de certains paramètres. L’intervalle de fréquences affiché sur l’axe des ordonnées a été fixé à 1000-8000 Hz et la fenêtre de prélèvement à 0,005 s. La détection de la F_0 a été effectuée automatiquement par l’intermédiaire d’un algorithme de suivi temporel de la F_0 (Figure 11). Cet algorithme repose sur l’utilisation d’une méthode de détection par autocorrélation. Les seuils de détection ont été fixés à 800 ou 1000 Hz selon les individus. Ces ajustements manuels ont été effectués au cas par cas en fonction de l’ajustement de la détection automatique de F_0 avec le spectrogramme en bandes étroites.

Comme d’autres chercheurs (Eakle *et al.* 1989; Galeotti *et al.* 1993; Tripp et Otter 2006; Kirschel *et al.* 2011), nous avons choisi un étiquetage qualitatif appelé *note*. Chaque *note* est formée par l’évolution de la F_0 et est délimitée d’une autre par l’apparition d’un intervalle silencieux (Kershenbaum 2016). À ce jour, nous avons répertorié sept types de notes, qui se différencient selon l’évolution de leur F_0 (Tableau 1). Ce système d’étiquetage n’est pas définitif et peut être sujet à changement si de nouvelles notes devaient être découvertes ultérieurement. Les notes « A » présentent une augmentation de la F_0 suivie d’une diminution, les notes « V » et « v » présentent une diminution de la F_0 suivie d’une augmentation, les notes « D » et « d » pour *descente* présentent une diminution de la F_0 et, finalement, la note « M » pour *montée* présente une augmentation de la F_0 (Tableau 1). Les notes « V » et « D » possèdent parfois une faible étendue spectrale. Dans ce cas, elles sont désignées par une lettre minuscule.

Tableau 1. Les sept types de notes répertoriées dans le chant de la paruline à gorge grise

Évolution de la F_0	Motif spectrographique formé
Augmentation de la F_0 suivie d'une diminution	
Diminution de la F_0 suivie d'une augmentation	
Diminution de la F_0	
Augmentation de la F_0	 

2.4.2 Analyse symbolique : n-grammes

La composition en notes des chants est susceptible de varier pour un même individu, et ce, d'un enregistrement à l'autre, mais également à l'intérieur d'un même enregistrement. Les n-grammes, fréquemment utilisés en traitement automatique des langues, ont été employés pour évaluer cette variabilité dans la composition en notes des chants. Cette méthode, dont l'utilisation, ici, est novatrice pour le traitement des vocalises aviaires, vise à calculer la fréquence d'apparition d'une séquence de n lettres dans une chaîne écrite. Un n-gramme est une séquence contiguë de n éléments construite à partir d'un corpus textuel. Les éléments constituant un n-gramme peuvent, par exemple, être des symboles phonétiques, des lettres, des unités lexicales ou tout type d'étiquettes textuelles. Un n-gramme de taille 1 est appelé unigramme; un n-gramme de taille 2 est un bigramme et un n-gramme de taille 3 un

trigramme. Les n-grammes de plus hauts rangs sont, pour leur part, appelés quadrigrammes, quinquagrammes... À titre d'exemple, le mot *bigramme* contient sept bigrammes différents :

bi - ig - gr - ra - am - mm - me

En adaptant la technique au chant des oiseaux, il est alors possible de calculer la fréquence d'apparition d'une séquence de n notes dans le chant de chaque individu. Si on poursuit avec l'exemple des bigrammes, le chant VDMAVDMAVDMA contient quatre bigrammes différents :

VD - DM - MA - AV

Bien entendu, la fréquence d'apparition des trigrammes, quadrigrammes, quinquagrammes, etc. peut aussi être calculée jusqu'à ce qu'on obtienne finalement une séquence de n notes correspondant au chant complet de l'oiseau. Par exemple, pour un individu donné, nous avons détecté l'exécution de quatre chants différents. Le n-gramme maximal, commun à ces quatre chants, comporte 9 notes (en gris) :

VVVVVMDVDMDV
 VVVVMDVDMDV
 VVVVVMDVDM
 VVVVVMDVDM

Le n-gramme maximal serait donc : VVVVMDVDM pour cet individu. Cette technique permet de comparer la fréquence d'apparition des n-grammes dans chaque chant, d'un enregistrement à l'autre pour un même individu, de manière à évaluer la variabilité des notes utilisées. Dans le cadre de ce mémoire, les trigrammes ont été choisis pour rendre compte de cette variabilité. Pour chaque individu, le patron de 50 chants en moyenne a été relevé, lorsque possible, pour chaque enregistrement de la $V_{annuelle}$ et la $V_{saisonnière}$ et de dix chants pour la $V_{perturbation}$. La fréquence totale d'apparition de chaque trigramme dans les chants d'un enregistrement a été relevée pour permettre le calcul de la proportion relative (%) de chacun d'entre eux et la comparaison de ces proportions d'un enregistrement à l'autre.

2.4.3 Analyse acoustique : fréquence fondamentale

Si chaque chant peut être décrit qualitativement par la méthode présentée plus haut, une description quantitative des séquences sonores s'imposait. Pour chacun des enregistrements visant à vérifier la $V_{\text{journalière}}$, la $V_{\text{saisonnière}}$ et la V_{annuelle} analysées, un sous-échantillon de 20 chants parmi les 50 disponibles a été sélectionné. Pour la $V_{\text{perturbation}}$, un sous-échantillon de 20 chants parmi les 50 disponibles pour l'enregistrement non perturbé et de dix chants pour celui perturbé a été sélectionné. La sélection a été effectuée en fonction de leur bonne qualité sonore (peu parasités). Dans certains cas, il n'était pas possible d'atteindre un sous-échantillon de 20 chants, car l'enregistrement était trop parasité (bruissement des feuilles, autres oiseaux appartenant à des espèces différentes qui chantent dans les mêmes fréquences, moustiques qui volent autour du micro, etc.). Les chants enregistrés pendant les 30 premières secondes n'ont pas été retenus au sein du sous-échantillon; le déplacement de l'observateur dans la zone d'enregistrement ayant pu influencer le comportement vocal de l'individu enregistré. Pour la description quantitative du chant, la variabilité des notes au début et/ou à la fin des chants n'a pas été prise en compte. Le n-gramme maximal commun à tous les chants a été utilisé pour l'analyse acoustique. L'objectif ultime du projet étant de développer une méthode de suivi de l'espèce à partir du chant, nous avons choisi de comparer des données communes à tous les chants d'un individu, afin d'évaluer la stabilité du chant d'un individu.

Chaque chant a été non seulement caractérisé par une combinaison de n-grammes les plus fréquents, mais également par une série de mesures fréquentielles et temporelles qui permettaient aussi d'évaluer la variabilité intra-individuelle. Ces mesures ne pouvaient être prises de façon automatique directement à partir de l'évolution de la F_0 , telle que représentée sur le spectrogramme de la Figure 9. Il fallait superposer au spectrogramme la courbe de détection automatique de la F_0 , basée sur des algorithmes d'autocorrélation (Figure 11). Une mesure de F_0 au maximum, au minimum ou au point d'inflexion a été effectuée sur chaque note (Figure 11). Plus précisément, pour les notes « A », « V » et « v », la F_0 a été mesurée au point d'inflexion, pour les notes « D », « M » et « m », la valeur maximale de la F_0 a été prélevée, alors que pour les « d », la valeur minimale de la F_0 a été mesurée.

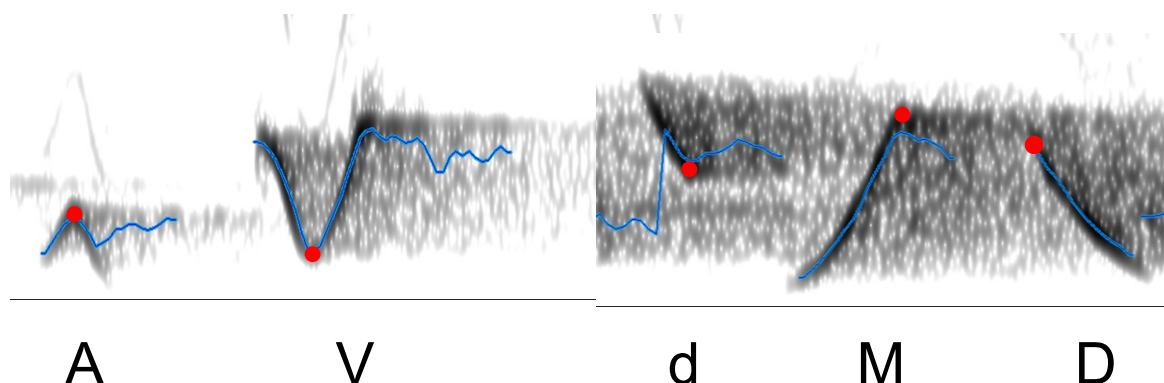


Figure 11. Courbe de la fréquence fondamentale (bleue). Les points rouges représentent les localisations standardisées des mesures de la fréquence fondamentale.

Les algorithmes de détection de la F_0 sont d'une grande aide pour prendre des mesures de façon objective sur le spectrogramme, mais elles n'étaient pas exemptes d'erreurs. Pour les notes « D » et « M » principalement, il arrivait que la courbe de détection ne soit pas parfaitement superposée à la représentation de la F_0 sur le spectrogramme lui-même (Figure 11 note « M »). Le spectrogramme faisant foi, lorsque la valeur de la F_0 retenue n'était pas celle détectée automatiquement par les scripts, cette dernière était relevée manuellement par l'observateur en suivant l'évolution temporelle des harmoniques supérieurs. Plus précisément, il est possible de déduire la F_0 en suivant la H_2 qui en est un multiple. Ces prises de mesure manuelles pouvant entraîner un biais lié à l'observateur, son éventuelle importance a été évaluée en comparant des séries de chants identiques étiquetés indépendamment par deux observateurs, quant à leurs variables fréquentielles et temporelles. Pour ce faire, deux observateurs ont étiqueté les mêmes chants de deux individus qui présentent des niveaux de difficulté différents pour l'étiquetage. En effet, le patron de chant de l'individu 5 est plus difficile à étiqueter de par la nature des notes qui le composent (VvVvMdVdMdV). Les notes « M » et « d » présentent fréquemment des erreurs de détection de la F_0 , ce qui nécessite des prises de mesure manuelles, par l'observateur, à l'endroit approprié sur le spectrogramme. L'individu 15, quant à lui, présente un patron plus

facile à étiqueter (VDVDMAVDMAV) avec une détection de la F_0 optimale, même pour les notes « D » et « M » chez cet oiseau.

Un point de mesure permet d'obtenir deux variables pour chaque note : la fréquence (Hz) et le temps (s). Les variables temporelles correspondent aux temps auxquels se situent les points de prise de mesure par rapport au début du chant, qui correspond au premier point mesuré. La variabilité intra-individuelle est donc évaluée à partir de ces variables fréquentielles et temporelles, qui décrivent chaque chant et qui sont comparées d'un enregistrement à l'autre. D'autres variables sur l'ensemble du chant, telles que la durée (s), la fréquence moyenne (Hz), la fréquence maximale, la fréquence minimale et l'étendue fréquentielle (maximum – minimum; Hz), ont été mesurées pour évaluer la variabilité interindividuelle, de manière à obtenir des données agrégées permettant une comparaison interindividuelle. Ces données agrégées ont été déterminées à partir des points de mesure destinés à évaluer la variabilité intra-individuelle. Ainsi, la durée ne correspond pas à la durée réelle du chant, mais plutôt au temps écoulé entre le premier point de mesure du chant et le dernier. De même, la fréquence maximale et la fréquence minimale correspondent aux valeurs extrêmes de fréquence parmi celles prélevées. Il ne s'agit donc pas des fréquences maximale et minimale intrinsèques à chaque chant.

2.5 Analyses statistiques

Des analyses catégoriques en tableau de contingence utilisant un test de khi carré ont été effectuées individuellement pour l'analyse symbolique du chant (n-gramme), afin de comparer les distributions observées au cours d'une saison, entre les années et à la suite d'une perturbation potentielle; Stokes *et al.* 1995; Legendre et Legendre 1998). Ces analyses ont été réalisées avec la procédure FREQ de SAS (SAS Institute, version 9,4).

Les réponses acoustiques ont été comparées pour chacune des variables dépendantes (jour, saison, année, élément perturbateur) en utilisant une matrice de distance euclidienne

(données normalisées) avec des analyses de variance par permutation (PERMANOVA; Anderson 2001) en utilisant 999 permutations. Les composantes de la variation, disponibles dans les résultats de la PERMANOVA, ont été attribuées à chacun des facteurs des analyses effectuées. Ainsi, les proportions de la variation expliquée pour chacun des facteurs d'intérêts ont été obtenues et comparées. Suite à ces analyses PERMANOVA, des comparaisons par paire, équivalentes à des tests de Student, mais avec permutation, ont été réalisées. Des analyses en coordonnées principales (PCoA) ont été utilisées pour illustrer les résultats (Legendre et Legendre 1998). Des analyses de similarité SIMPER ont également été effectuées dans le but de connaître les distances moyennes qui séparent les groupes. Les analyses statistiques ont été effectuées à l'aide du logiciel PRIMER+PERMANOVA (v.6.1.6; Clark et Gorley 2006; Anderson *et al.* 2008). Le risque d'erreur de type I a été fixé à $\alpha = 0,05$ pour tous les tests statistiques. Le risque d'erreur n'a pas été ajusté dans le cadre des comparaisons multiples, puisque celles-ci sont considérées comme des contrastes planifiés (Quinn et Keough 2002). On considère ici les occurrences (les chants) comme indépendantes, bien que deux chants successifs puissent être légèrement corrélés. L'autocorrélation n'a pas été considérée. Les moyennes sont présentées avec l'erreur type, à moins d'avis contraire.

3. RÉSULTATS

Les résultats se divisent en trois sections. La première présente les résultats relatifs à la variabilité intra-individuelle du chant et la seconde, ceux reliés à la variabilité interindividuelle du chant. Chacune de ces sections comprend une analyse symbolique du chant, effectuée à partir des n-grammes, ainsi qu'une analyse de la fréquence fondamentale du chant. La dernière section examine le biais introduit par l'observateur dans l'étiquetage des chants.

3.1 Variabilité intra-individuelle du chant

3.1.1 Analyse symbolique : n-grammes

La variabilité dans la composition en notes des chants a été évaluée à partir de la proportion de chacun des trigrammes les composant pour dix individus (1, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 12, 13 et 14). L'analyse symbolique a été effectuée à partir des enregistrements de la $V_{annuelle}$, $V_{saisonnière}$ et $V_{perturbation}$. Cinq individus ont été analysés pour la $V_{annuelle}$ et la $V_{perturbation}$ (5, 6, 12, 13 et 14) et cinq autres pour la $V_{saisonnière}$ et la $V_{perturbation}$ (1, 7, 8, 9 et 10). Dans le but d'alléger cette section et pour éviter de présenter des figures répétitives, nous avons décidé de présenter graphiquement les cinq individus de la $V_{annuelle}$ et la $V_{perturbation}$ (Figure 12). Pour la $V_{saisonnière}$ et la $V_{perturbation}$, seuls les résultats des tests statistiques sont présentés (Tableau 2), alors que leurs graphiques se retrouvent en annexe (individus 1, 7, 8, 9 et 10; annexe 1).

$V_{annuelle}$ et $V_{perturbation}$:

Chez l'individu 5, la proportion des neuf trigrammes composant les chants montre une variation entre les années ($\chi^2 = 30,3$; $p = 0,02$; $dl = 16$; $n = 1379$; Figure 12), alors qu'elle est stable en présence d'un élément susceptible de perturber le chant ($\chi^2 = 0,75$; $p > 0,99$; $dl = 8$; $n = 534$). Les notes des chants enregistrés en 2010 sont légèrement plus variables que ceux des deux années subséquentes, car certaines notes sont ajoutées au début ou tronquées à la fin des chants. En effet, le n-gramme maximal commun à tous les chants de l'individu 5 est $VvVvMdVdMdV$. Une note « V » est ajoutée au début ($VVvVvMdVdMdV$) de plus de la moitié des chants (56%) de 2010, ce qui augmente la proportion du premier trigramme VVv

à 5,9%, alors que sa proportion s'élève au maximum à 1,5% dans les chants des années suivantes. C'est d'ailleurs ce qui explique que le résultat du test du khi carré soit significatif pour la V_{annuelle} . En effet, 97% de la valeur totale du χ^2 obtenue pour la V_{annuelle} provient du trigramme VVv. Toujours en 2010, les deux dernières notes « dV » sont tronquées (VvVvMdVdM) dans 4% des chants et la dernière note « V » (VvVvMdVdMd) dans 10% des chants, ce qui a pour effet de diminuer légèrement la proportion du trigramme MdV et du trigramme dMd par rapport aux autres années.

La proportion de chacun des six trigrammes varie également très peu dans les chants de l'individu 6, et ce, pour les deux années successives pour lesquelles il a été enregistré ($\chi^2 = 0,56$; $p = 0,99$; $dl = 5$; $n = 886$; Figure 12), ainsi qu'à la suite de la présence simulée d'un autre mâle chanteur ($\chi^2 = 0,18$; $p > 0,99$; $dl = 5$; $n = 517$). Le n-gramme maximal commun à tous les chants chez cet individu est VdVdMdVdMdA. Les chants de 2012 varient légèrement par rapport à ceux des deux autres séries de chants. Cette variabilité observée provient de l'absence de deux notes « Vd » au début (VdMdVdMdA) dans 12% des chants enregistrés en 2012, ce qui a pour effet de diminuer légèrement la proportion des deux trigrammes dVd et VdV.

La composition des chants enregistrés deux années consécutives ($\chi^2 = 5,10$; $p = 0,75$; $dl = 8$; $n = 1001$; Figure 12) et en présence d'un élément potentiellement perturbateur du chant ($\chi^2 = 0$; $p = 1,00$; $dl = 6$; $n = 600$) est très stable chez l'individu 12. Les chants de 2011 présentent une légère variabilité par rapport aux deux autres séries de chants. Le n-gramme maximal commun à tous les chants est DMDVDMAVDMAV. Cet individu ajoute une note « D » après la troisième note (DMDDVDMAVDMAV) dans 6% des chants, ce qui réduit légèrement la proportion du trigramme MDV et provoque l'apparition des trigrammes DDV et MDD avec des proportions respectives de 0,6% et de 0,4%, alors qu'ils sont absents des autres séries de chants (2012 et 2012P).

Les notes qui forment le chant VdMdVdMdVdMdV de l'individu 13 sont stables entre les deux années, pour lesquelles il a été enregistré ($\chi^2 = 0,02$; $p > 0,99$; $dl = 3$; $n = 1094$;

Figure 12), et suite à la simulation de la présence d'un autre mâle chanteur ($\chi^2 = 0,01$; $p > 0,99$; $dl = 3$; $n = 657$). Les quatre trigrammes varient très peu d'une série de chants enregistrés à l'autre.

Finalement, le chant de l'individu 14, dont le n-gramme maximal commun à tous les chants est VMDVDMAVDMAV, est également stable quant à sa composition en notes entre les différentes situations. La proportion de chacun des cinq trigrammes est exactement la même entre les années ($\chi^2 = 0$; $p = 1,00$; $dl = 4$; $n = 800$; Figure 12) et suite à l'intrusion simulée d'un mâle conspécifique ($\chi^2 = 0$; $p = 1,00$; $dl = 4$; $n = 480$).

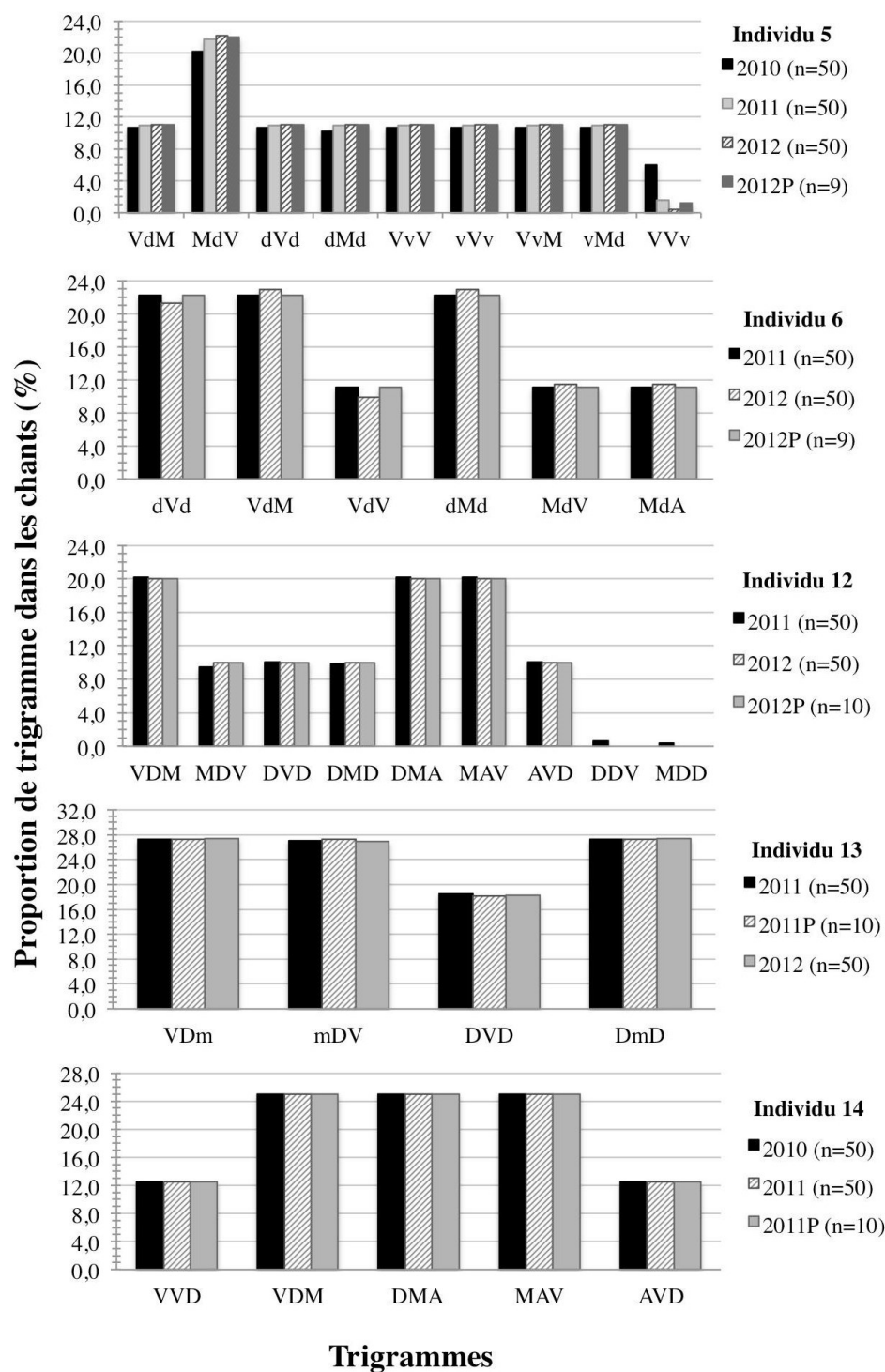


Figure 12. Proportions (%) des trigrammes composant le chant des individus 5, 6, 12, 13 et 14 comparées entre deux ou trois années consécutives et suite à la présence simulée d'un autre mâle chanteur (année suivie de la lettre P).

$V_{saisonnière}$ et $V_{perturbation}$:

La même stabilité concernant la proportion de trigrammes est constatée en cours de saison ($V_{saisonnière}$) et en présence d'un élément perturbateur ($V_{perturbation}$), et ce, pour les cinq individus analysés (Tableau 2). Pour l'individu 7, un test de Fisher a été effectué à la fois pour la $V_{saisonnière}$ et la $V_{perturbation}$, car plus de 33% des cellules du tableau de contingence affichaient un effectif théorique inférieur à 5. Chez cet individu, les différences sont faibles entre les saisons et avec la perturbation ($p > 0,99$; $n_{saisonnier} = 678$; $n_{perturbation} = 578$).

Tableau 2. Résultats des tests de khi carré évaluant les proportions de trigrammes pour la $V_{saisonnière}$ et la $V_{perturbation}$

Individu	Type de variabilité	χ^2	p	dl	n
1	Saisonnière	0,01	>0,99	3	1093
	Perturbation	0	1,00	3	660
8	Saisonnière	1,96	0,86	5	1195
	Perturbation	6,52	0,26	5	806
9	Saisonnière	0,69	0,98	5	747
	Perturbation	0,19	>0,99	5	464
10	Saisonnière	7,12	0,52	8	999
	Perturbation	0,19	>0,99	8	601

3.1.2 Analyse acoustique : fréquence fondamentale

La variabilité intra-individuelle a également été évaluée en comparant, pour un individu donné, les chants enregistrés à diverses échelles temporelles (journalière, saisonnière et annuelle), ainsi qu'à la suite de la présence simulée d'un autre mâle chanteur, quant à leurs variables fréquentielles (valeurs en Hz pour l'étiquette de chaque note) et temporelles (temps écoulé entre le début du chant et l'étiquette de chaque note) et la combinaison de ces deux types de variables.

3.1.2.1 Variabilité journalière du chant

Pour chacun des quatre individus (1 à 4) enregistrés, la $V_{\text{journalière}}$ du chant a été évaluée à partir de séries d'une vingtaine de chants enregistrés ($\bar{X} = 16 \pm 1$ chants) à des heures différentes de la même matinée. Les matrices présentées dans cette section montrent les résultats des analyses statistiques à partir des variables : 1) fréquentielles et temporelles combinées (aussi appelée variables combinées); 2) fréquentielles uniquement et 3) temporelles seulement.

Concernant l'individu 1, les analyses PERMANOVA, démontrent que le chant de l'individu 1 varie d'heure en heure autant en regard des variables combinées (Figure 13), que des variables fréquentielles uniquement (Annexe 2) ou temporelle seulement (Annexe 2). Plus précisément, lorsque l'on compare chacune des paires d'heures en considérant à la fois les variables fréquentielles et temporelles (Tableau 3), on constate que tous les enregistrements se distinguent entre eux ($p = 0,001$; Tableau 3). De plus, les distances moyennes (DM) issues des analyses de similarité SIMPER suggèrent que les chants enregistrés à des heures éloignées semblent se différencier plus largement de ceux enregistrés à des heures plus rapprochées. En effet, les chants enregistrés à une heure d'intervalle montrent des DM qui varient entre 32,93 et 45,72, alors qu'elles sont de l'ordre de 68,86 et 71,37, pour les chants exécutés à cinq heures d'intervalle, et de 105,90, pour les chants enregistrés aux heures les plus éloignées (entre 5h et 11h; Tableau 3).

Lorsque l'on compare chacune des paires d'heures en considérant cette fois-ci uniquement les variables fréquentielles (Tableau 4), on observe encore des différences entre les chants dans la majorité des combinaisons d'heures testées à l'exception des combinaisons 5 h et 6 h de même que 9 h et 11 h qui sont statistiquement similaires ($p = 0,276$ et $p = 0,774$ respectivement; Tableau 4). Finalement, la comparaison des paires d'heures basée uniquement sur les variables temporelles révèle que seules les combinaisons 5 h et 7 h ($p = 0,080$) et 7 h et 8 h ($p = 0,200$) ne se distinguent pas l'une de l'autre (Tableau 5). Les DM issues des analyses utilisant les variables temporelles seulement varient entre 7,87 et

19,73 lorsqu'il y a une heure d'intervalle, alors que celles des chants enregistrés à six heures d'intervalle (entre 5h et 11h) sont de 68,96 (Tableau 5). Au contraire, aucune tendance au niveau des DM ne semble présente lorsqu'il s'agit des variables fréquentielles seulement, et ce, peu importe le temps qui séparent les combinaisons d'heures testées. Ces dernières varient peu, *c.-à-d.* entre 18,63 et 36,95 (Tableau 4).

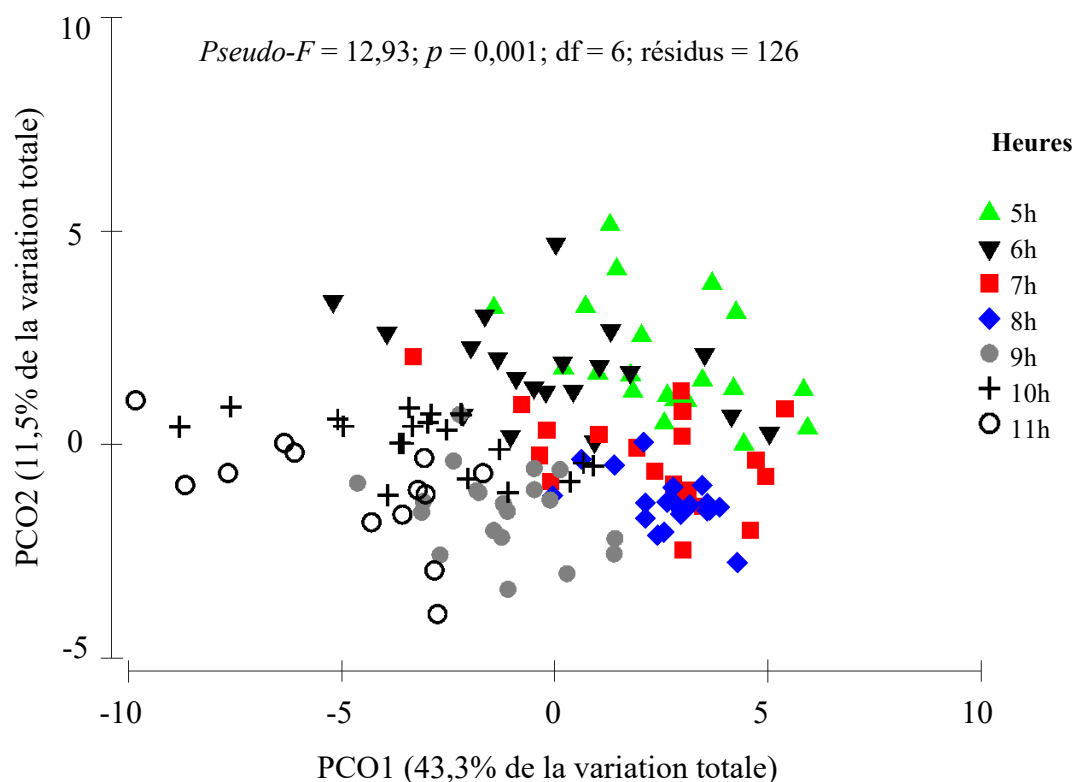


Figure 13. PCoA illustrant la variabilité intra-individuelle journalière chez l'individu 1 pour les variables fréquentielles et temporelles combinées.

Tableau 3. Résultats des PERMANOVA comparant des séries de chants, enregistrés à différentes heures de la même journée, quant à leurs variables fréquentielles et temporelles pour l'individu 1

Temps (h)	6h	7h	8h	9h	10h	11h
5h	2,06 (0,001) 45,72	2,03 (0,001) 43,47	2,85 (0,001) 42,68	4,19 (0,001) 59,00	4,62 (0,001) 68,86	4,98 (0,001) 105,90
6h		2,39 (0,001) 44,86	3,62 (0,001) 48,46	2,91 (0,001) 42,50	2,95 (0,001) 45,42	3,59 (0,001) 71,37
7h			2,03 (0,001) 32,93	3,23 (0,001) 43,06	4,51 (0,001) 61,30	4,65 (0,001) 89,41
8h				3,97 (0,001) 40,14	5,30 (0,001) 58,59	5,55 (0,001) 91,01
9h					2,60 (0,001) 33,17	2,69 (0,001) 46,31
10h						1,89 (0,007) 41,22

Note : Pour chaque comparaison, la valeur de t est présentée en premier, suivie de la valeur de p entre parenthèses et finalement de la distance moyenne issue de l'analyse SIMPER. Les valeurs de p non significatives sont indiquées en caractère gras.

Tableau 4. Résultats des PERMANOVA comparant des séries de chants, enregistrés à différentes heures de la même journée, quant à leurs variables fréquentielles pour l'individu 1

Temps (h)	6h	7h	8h	9h	10h	11h
5h	1,09 (0,276) 28,20	2,14 (0,001) 32,15	2,85 (0,001) 34,64	3,22 (0,001) 36,54	2,08 (0,001) 26,77	2,26 (0,001) 36,95
6h		1,91 (0,001) 26,29	3,13 (0,001) 30,94	3,21 (0,001) 30,48	2,23 (0,001) 22,66	2,26 (0,001) 31,52
7h			2,26 (0,001) 25,06	1,83 (0,001) 22,28	2,37 (0,001) 22,42	1,41 (0,020) 25,86
8h				1,78 (0,001) 20,40	1,89 (0,001) 18,63	1,57 (0,002) 24,63
9h					2,60 (0,001) 20,36	0,83 (0,774) 21,47
10h						1,84 (0,001) 22,77

Note : Pour chaque comparaison, la valeur de t est présentée en premier, suivie de la valeur du p entre parenthèses et finalement de la distance moyenne de l'analyse SIMPER. Les valeurs de p non significatives sont indiquées en caractère gras.

Tableau 5. Résultats des PERMANOVA comparant des séries de chants, enregistrés à différentes heures de la même journée, quant à leurs variables temporelles pour l'individu 1

Temps (h)	6h	7h	8h	9h	10h	11h
5h	3,44 (0,004) 17,52	1,68 (0,080) 11,33	2,85 (0,003) 8,04	6,45 (0,001) 22,47	7,51 (0,001) 42,09	8,55 (0,001) 68,96
6h		3,05 (0,004) 18,57	4,64 (0,001) 17,52	2,16 (0,019) 12,01	3,71 (0,001) 22,76	5,03 (0,001) 39,86
7h			1,22 (0,200) 7,87	5,08 (0,001) 20,57	6,42 (0,001) 38,88	7,37 (0,001) 63,55
8h				8,05 (0,001) 19,73	8,72 (0,001) 40,16	10,03 (0,001) 66,38
9h					2,60 (0,014) 12,81	4,48 (0,001) 24,84
10h						1,95 (0,052) 18,45

Note : Pour chaque comparaison, la valeur de t est présentée en premier, suivie de la valeur de p entre parenthèses et finalement de la distance moyenne de l'analyse SIMPER. Les valeurs de p non significatives sont indiquées en caractère gras.

D'après l'analyse des variables combinées, des variables fréquentielles ainsi que des variables temporelles, le chant varie au cours de la matinée chez l'individu 2 ($p = 0,001$ pour chaque test; Annexe 2). En effet, la grande majorité des séries de chants comparées deux à deux sont différentes (Annexes 3 à 5). Les analyses de similarité SIMPER révèlent que, dans chaque situation (variables combinées, variables fréquentielles et variables temporelles), la série de chants enregistrés à l'heure la plus tardive diffère davantage des autres séries de chants; les DM séparant cette dernière des autres présentant les valeurs les plus élevées.

L'analyse PERMANOVA des différentes heures de chant de l'individu 3 pour les variables combinées, fréquentielles seulement ainsi que temporelles uniquement montrent que le chant varie entre les heures d'enregistrement ($p = 0,001$; Annexe 2). La plupart des séries de chants comparés sont différentes à quelques exceptions près pour les tests effectués avec les variables combinées (Annexe 6) et ceux avec les variables fréquentielles (Annexe 7). Toutefois, la moitié des séries de chants comparées entre elles relativement à leurs variables temporelles ne diffèrent pas entre elles (Annexe 8). Les analyses SIMPER des variables combinées révèlent que les chants enregistrés à 10h15 diffèrent plus de ceux des autres séries de chants enregistrés (Annexe 6). La même tendance a été obtenue avec les analyses SIMPER des variables temporelles, c'est-à-dire que la série de chants de 10h15 est davantage différente des autres séries de chants analysés (Annexe 8).

Chez l'individu 4, les variables combinées ($p = 0,001$; Annexe 2) de même que les variables temporelles ($p = 0,002$) permettent une discrimination du chant en fonction des heures d'enregistrement. Toutefois, les tests de comparaison par paire démontrent que plus de la moitié des séries de chants comparées entre elles ne diffèrent pas quant à leurs variables combinées (Annexe 9). Seuls les chants exécutés à 10h15 sont dissimilaires de ceux des autres enregistrements. Le même constat est observable avec les variables temporelles : seuls les chants enregistrés à 10h15 diffèrent de ceux des autres séries de chants (Annexe 11). En ce qui a trait aux variables fréquentielles, seules deux séries de chants comparées entre elles ont pu être discriminées ($p = 0,039$; Annexe 2; Annexe 10).

3.1.2.2 Variabilité saisonnière du chant

La variabilité saisonnière du chant ($V_{\text{saisonnière}}$) a été évaluée auprès de huit individus enregistrés une première fois en cours de saison, puis une deuxième fois une dizaine de jours plus tard ($\bar{X} = 13 \pm 2$ jrs; Tableau 6). Ces deux séries de chants, enregistrés au cours de la même saison, sont différentes pour l'ensemble des individus, et ce, pour les variables fréquentielles, temporelles ou leur combinaison. Seules les variables temporelles du chant

des individus 8 ($p = 0,136$) et 10 ($p = 0,366$) ne se distinguent pas, alors qu'elles sont marginalement significatives pour les variables combinées de l'individu 10.

Tableau 6. Résultats des PERMANOVA comparant deux séries de chants enregistrés à deux jours différents de la même saison pour huit individus

Individus	Variables fréquentielles et temporelles		Variables fréquentielles		Variables temporelles		df	Résidus
	<i>Pseudo-F</i>	<i>p</i>	<i>Pseudo-F</i>	<i>p</i>	<i>Pseudo-F</i>	<i>p</i>		
1	15,90	0,001	6,52	0,001	31,83	0,001	1	38
5	8,20	0,002	6,29	0,001	10,51	0,006	1	38
6	15,76	0,001	4,66	0,001	37,32	0,001	1	38
7	9,37	0,001	12,37	0,001	6,50	0,008	1	35
8	7,52	0,001	14,69	0,001	2,17	0,136	1	27
9	10,42	0,001	11,23	0,001	9,55	0,002	1	38
10	2,05	0,073	3,13	0,001	0,89	0,366	1	38
11	9,29	0,001	12,01	0,001	6,70	0,004	1	32

Note : Les résultats non significatifs sont indiqués en caractère gras.

3.1.2.3 Variabilité annuelle du chant

La variabilité annuelle du chant (V_{annuelle}) a été étudiée chez cinq individus enregistrés durant deux (Tableau 7) ou trois années successives (Tableau 8). Les séries de chants comparées entre les deux années étaient toutes différentes pour les quatre individus à l'exception des variables combinées ($p = 0,060$; marginalement significatif) ainsi que des variables temporelles du chant de l'individu 12 ($p = 0,388$). Pour l'individu 5, qui a été enregistré lors de trois années successives, les résultats de l'analyse PERMANOVA montrent que le chant varie d'une année à l'autre pour toutes les variables ($p = 0,001$) et les tests de comparaison par paire révèlent que les séries de chants sont toutes significativement différentes (Tableau 8).

Tableau 7. Résultats des PERMANOVA comparant deux séries de chants enregistrés au cours de deux années différentes pour quatre individus

Individus	Variables fréquentielles et temporelles		Variables fréquentielles		Variables temporelles		df	Résidus
	<i>Pseudo-F</i>	<i>p</i>	<i>Pseudo-F</i>	<i>p</i>	<i>Pseudo-F</i>	<i>p</i>		
6	8,09	0,001	4,98	0,001	12,06	0,001	1	38
12	2,27	0,060	3,76	0,001	0,79	0,388	1	33
13	17,62	0,001	6,62	0,001	39,06	0,001	1	34
14	6,48	0,001	9,15	0,001	3,85	0,037	1	38

Note : Les résultats non significatifs sont indiqués en caractère gras.

Tableau 8. Résultats de la PERMANOVA comparant des séries de chants enregistrés au cours de trois années successives pour l'individu 5

	<i>Pseudo-F</i>	<i>p</i>	df	Résidus	2010, 2011	2010, 2012	2011, 2012
Variables fréquentielles et temporelles	20,03	0,001			5,15 (0,001) 64,24	2,91 (0,001) 38,52	5,19 (0,001) 46,7
Variables fréquentielles	9,44	0,001	2	57	2,20 (0,001) 19,76	2,93 (0,001) 26,3	3,91 (0,001) 26,92
Variables temporelles	41,53	0,001			7,58 (0,001) 44,48	2,85 (0,006) 12,22	8,17 (0,001) 19,79

Note : Pour chaque comparaison entre les années, la valeur de *t* est présentée en premier, suivie de la valeur de *p* entre parenthèses et finalement de la distance moyenne de l'analyse SIMPER.

3.1.2.4 Variabilité du chant en présence d'un élément perturbateur

La $V_{\text{perturbation}}$ a été évaluée auprès de onze PAGG, qui ont été enregistrées une première fois, puis une seconde fois immédiatement après avoir simulé la présence d'un autre mâle chanteur

sur leur territoire. Les variables fréquentielles et/ou temporelles diffèrent de façon significative chez huit des onze individus analysés (Tableau 9). Seul le chant des individus 5 et 7 ne diffère pas au niveau des variables fréquentielles, temporelles et combinées (Tableau 9). L'individu 4 ne diffère pas dans l'exécution de son chant avant et après l'élément perturbateur seulement au niveau des variables fréquentielles ($p = 0,085$), alors que l'individu 8 diffère au niveau des variables temporelles ($p = 0,668$) et lorsque l'on combine les variables fréquentielles et temporelles ($p = 0,217$).

Tableau 9. Résultats des PERMANOVA comparant, pour 11 individus, deux séries de chants, dont l'une a été enregistrée suite à la simulation de la présence d'un autre mâle chanteur sur le même territoire

Individus	Variables fréquentielles et temporelles		Variables fréquentielles		Variables temporelles		df	Résidus
	<i>Pseudo-F</i>	<i>p</i>	<i>Pseudo-F</i>	<i>p</i>	<i>Pseudo-F</i>	<i>p</i>		
1	24,22	0,001	3,40	0,001	157,21	0,001	1	28
4	20,39	0,001	1,58	0,085	174,11	0,001	1	25
5	1,02	0,352	1,75	0,062	0,26	0,616	1	26
6	4,41	0,006	2,28	0,017	7,15	0,012	1	26
7	1,38	0,188	1,56	0,095	1,19	0,281	1	20
8	1,23	0,217	2,20	0,008	0,28	0,668	1	24
9	13,64	0,001	3,34	0,001	41,84	0,001	1	23
10	20,06	0,001	5,03	0,001	71,58	0,001	1	26
12	7,88	0,001	10,54	0,001	5,43	0,024	1	22
13	5,60	0,004	2,41	0,010	10,15	0,002	1	22
14	18,58	0,001	4,66	0,001	60,49	0,001	1	28

Note : Les résultats non significatifs sont indiqués en caractère gras.

3.1.2.5 Composantes de la variation intra-individuelle

Les composantes de la variation, disponibles dans les résultats de la PERMANOVA, ont été attribuées au facteur des analyses effectuées. Ainsi, les proportions moyennes de la variation

totale expliquée par les variables combinées, par les variables fréquentielles ainsi que par les variables temporelles ont été obtenues et comparées, et ce, pour chacun des types de variabilité intra-individuelle du chant évalué (Figure 14). Pour la $V_{\text{journalière}}$ (facteur « heure d'enregistrement »), une plus grande proportion de la variabilité est expliquée par les variables temporelles ($48 \pm 4\%$) et la moins grande proportion est expliquée par les variables fréquentielles ($28 \pm 4\%$; Figure 9). La même tendance est observable pour la $V_{\text{perturbation}}$, où une plus grande proportion de la variabilité est expliquée par les variables temporelles ($44 \pm 9\%$) et la moins grande proportion est expliquée par les variables fréquentielles ($29 \pm 3\%$). Pour la $V_{\text{saisonnière}}$ (facteur « jour d'enregistrement ») et la V_{annuelle} (facteur « année d'enregistrement »), on observe plutôt une certaine stabilité dans les trois proportions moyennes de la variation calculées avec un écart qui ne dépasse pas les 3% entre les variables combinées, les variables fréquentielles et les variables temporelles. Toutefois, l'erreur type élevée de la proportion moyenne de la variation expliquée par les variables temporelles de la V_{annuelle} doit être prise en considération, puisqu'elle peut faire varier les résultats.

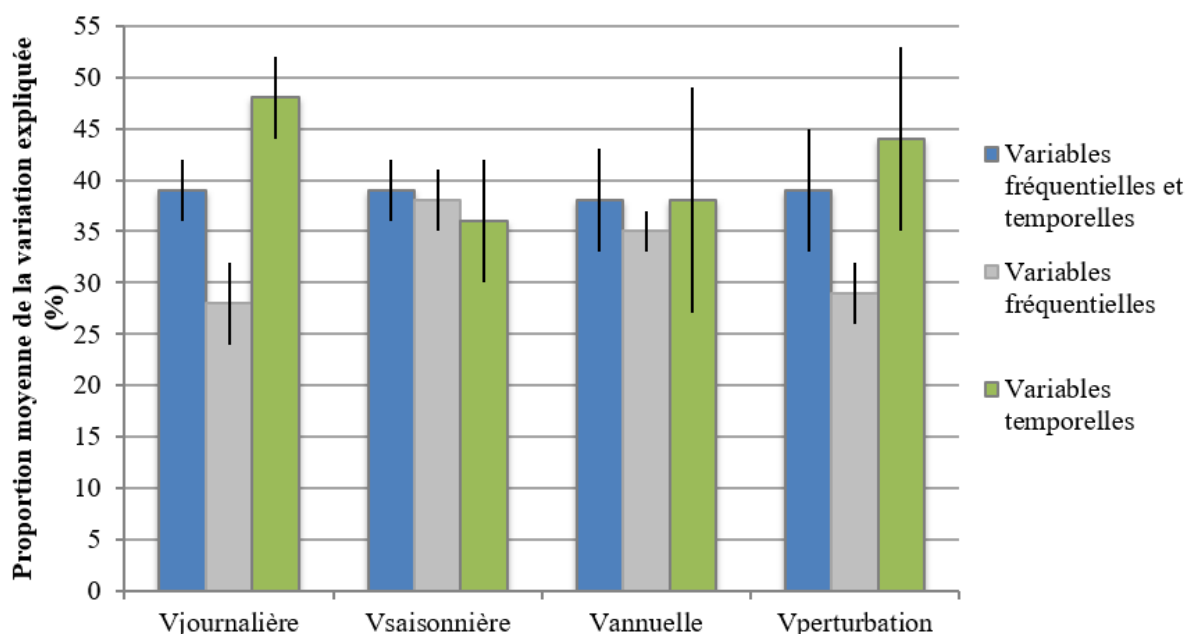


Figure 14. Proportions moyennes (\pm erreur type) de la variation expliquée par les variables fréquentielles et temporelles combinées, par les variables fréquentielles uniquement et par les variables temporelles seulement pour chaque type de variabilité intra-individuelle du chant évaluée.

3.2 Variabilité interindividuelle du chant

3.2.1 Analyse symbolique : n-grammes

L'examen du patron de chant des 15 individus enregistrés au cours de cette étude révèle que la composition en notes varie d'un individu à l'autre (Tableau 10). En effet, tous les individus analysés présentent un patron différent excepté les individus 9 et 14, qui présentent un patron identique (VVDMAVDMAV). D'autre part, un n-gramme, formé de neuf lettres (VDMAVDMAV), est récurrent chez 9 individus. Chez ces derniers, certaines notes sont ajoutées au début et/ou à la fin de ce n-gramme pour former le patron complet du chant. À notre connaissance, le chant de l'espèce semble se composer des notes « D », « d », « M », « m », « V », « v » et « A » et l'abondance ainsi que l'organisation de chacune d'entre elles

varient d'un individu à l'autre. Le nombre de notes qui forme le chant varie entre 9 et 16. Seul l'individu 5 présente la note « v » et seul l'individu 13 présente la note « m ».

Tableau 10. Composition en notes du chant de 15 individus analysés

Individus	Patron de chant	Nombre de notes							
		D	d	M	m	V	v	A	Total
1	VDMAVDMMAV	3	0	3	0	4	0	3	13
2	VDMAVDMMAV	2	0	2	0	3	0	2	9
3	VdVdMVdMVdMVdM	0	5	4	0	5	0	0	14
4	DDMVDMMAV	4	0	3	0	3	0	2	12
5	VvVvMdVdMdV	0	3	2	0	4	2	0	11
6	VdVdMdVdMdA	0	5	2	0	3	0	1	11
7	DMAVDMMAV	3	0	3	0	3	0	3	12
8	VMAVDMMAVDMMAV	3	0	4	0	4	0	4	16
9	VVDMMAV	2	0	2	0	4	0	2	10
10	VdVdDMAVDMMAV	1	3	2	0	4	0	2	12
11	DdDdMdAdMdAd	2	6	3	0	0	0	2	12
12	DMDVDMMAV	4	0	3	0	3	0	2	12
13	VDmDVDmDVDmDV	6	0	0	3	4	0	0	13
14	VVDMMAV	2	0	2	0	4	0	2	10
15	VDVDMMAV	3	0	2	0	4	0	2	11

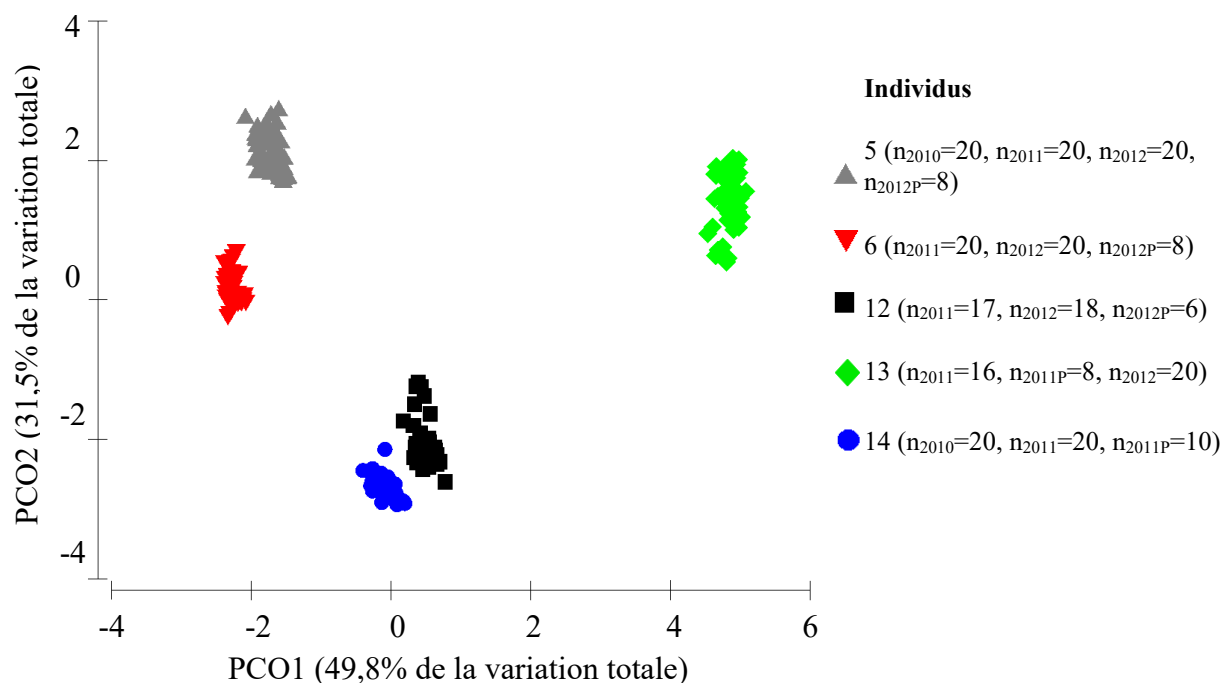
Note : La partie surlignée en gris représente le n-gramme le plus long fréquent chez l'espèce dans l'échantillon analysé. Les patrons de chant retrouvés chez plus d'un individu sont indiqués en caractère gras.

3.2.2 Analyse acoustique : fréquence fondamentale

Le nombre de notes étant variable d'un individu à l'autre (9 à 16 par chant ; Tableau 10), rappelons que la variabilité interindividuelle a été étudiée en comparant, pour chaque individu, l'abondance de chacun des types de notes, la durée totale (s), la fréquence moyenne (Hz), la fréquence minimale (Hz), la fréquence maximale (Hz) ainsi que l'étendue fréquentielle (maximum – minimum; Hz).

L'ampleur de la variabilité intra-individuelle a été évaluée en la comparant à la variabilité interindividuelle chez les cinq individus enregistrés annuellement (Figure 15). Pour chaque

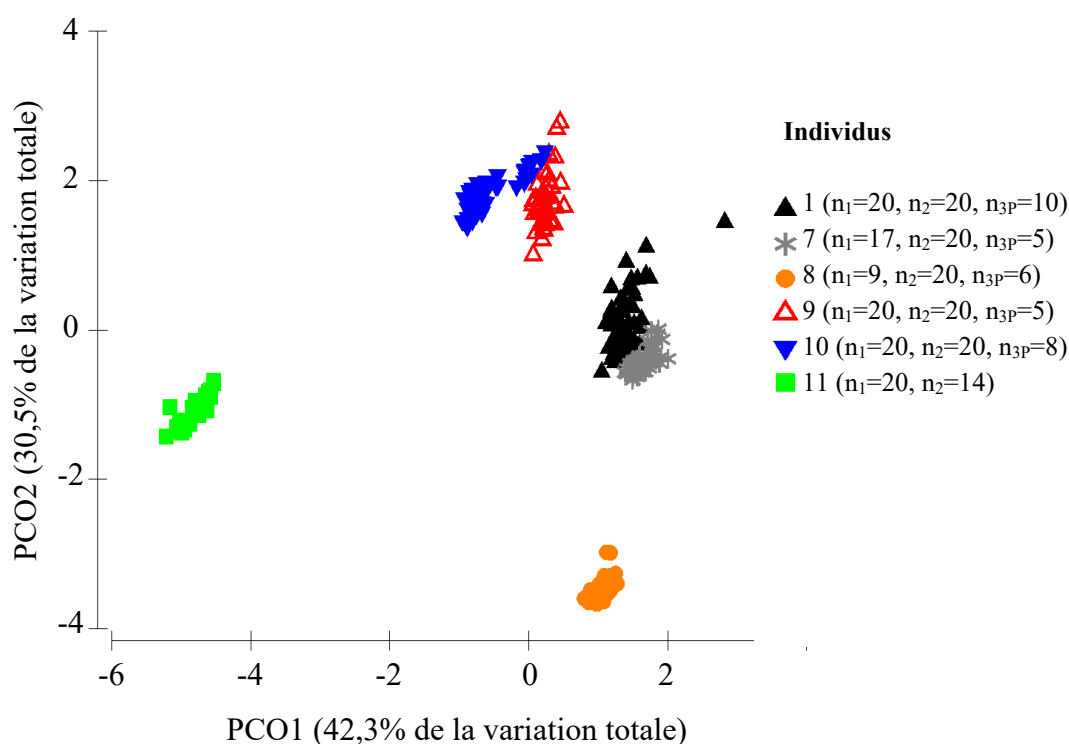
individu, tous les enregistrements disponibles ont été utilisés. Plus précisément, une variable catégorielle comprenant trois ou quatre niveaux a été créée. Chacun de ces niveaux regroupe des enregistrements correspondants à différents types de variabilité (V_{annuelle} et $V_{\text{perturbation}}$). Le test général de la PERMANOVA à deux facteurs détecte des différences entre les individus ($Pseudo-F = 2722,8$; $p = 0,001$; $df = 4$; résidus 235), mais ne détecte pas de différences entre les différents enregistrements d'un individu ($Pseudo-F = 1,0978$; $p = 0,408$; $df = 4$). La comparaison des individus en paire révèle que le chant de chacun des cinq individus est significativement différent de celui des autres ($p = 0,001$ pour chaque combinaison par paire). Les composantes de la variation, disponibles dans les résultats de la PERMANOVA, ont été attribuées à chacun des facteurs des analyses effectuées. Ainsi, 82% de la variation totale est expliquée par le facteur « individu » et 1% de la variation totale est expliquée par le facteur « enregistrement », qui représente les différents enregistrements disponibles utilisés pour chaque individu testé (variabilité intra-individuelle).



Note : La valeur du « n » réfère au nombre de chants analysés.

Figure 15. PCoA comparant la variabilité interindividuelle et la variabilité intra-individuelle, annuelle et en présence d'un élément perturbateur, chez cinq individus.

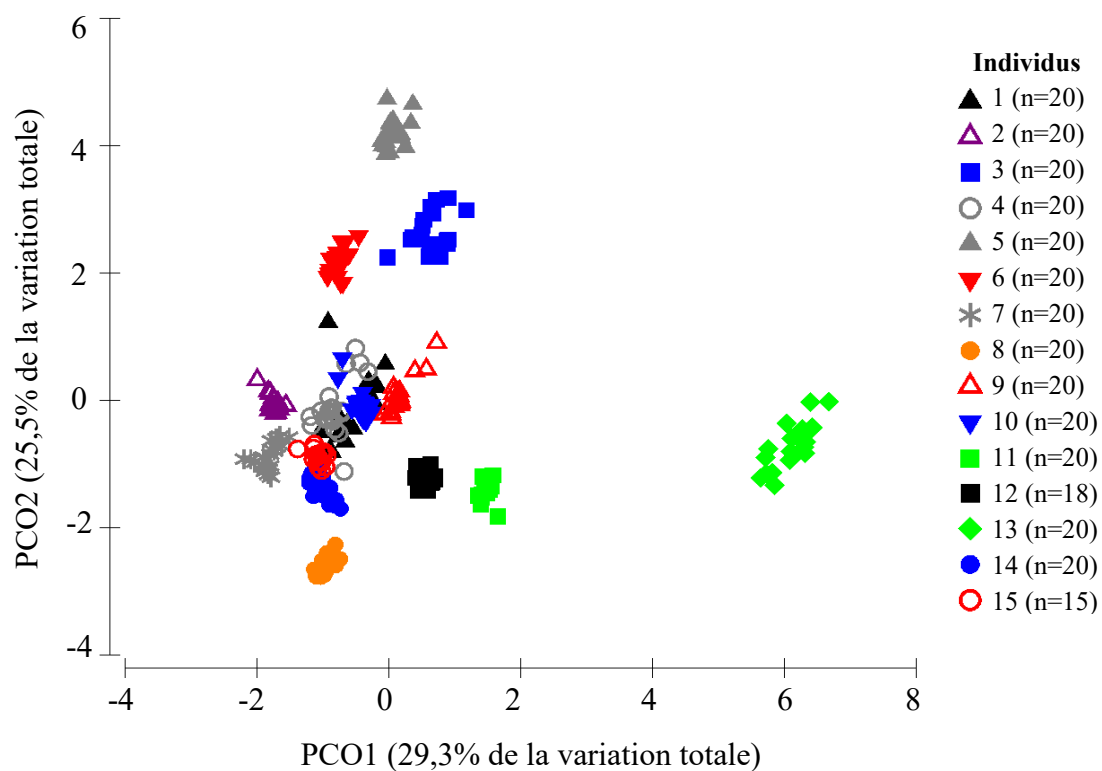
Les résultats de l'analyse PERMONAVA à deux facteurs effectuée, cette fois-ci, avec les six individus enregistrés pour vérifier la $V_{\text{saisonnière}}$ et la $V_{\text{perturbation}}$ révèlent des différences entre les individus ($Pseudo-F = 753,61$; $p = 0,001$; $df = 5$; résidus 237), mais ne décèlent pas de différences entre les différents enregistrements d'un individu ($Pseudo-F = 0,9235$; $p = 0,499$; $df = 2$; Figure 16). La comparaison des individus en paire révèle que le chant de chacun des cinq individus est significativement différent de celui des autres ($p = 0,001$ pour chaque combinaison par paire). Les composantes de la variation montrent que 74% de la variation totale est expliquée par le facteur « individu » et que le facteur « enregistrement » ne contribue pas à la variabilité.



Note : La valeur du « n » réfère au nombre de chants analysés.

Figure 16. PCoA comparant la variabilité interindividuelle et la variabilité intra-individuelle, saisonnière et en présence d'un élément perturbateur, chez six individus.

Un enregistrement d'environ 20 chants a été sélectionné au hasard parmi ceux disponibles, pour chacun des 15 individus échantillonnés, afin de comparer le chant de ces derniers. Les résultats de l'analyse PERMANOVA révèlent que le chant des individus se distingue ($Pseudo-F = 804,79$; $p = 0,001$; $df = 14$; résidus 278) et ceux des tests de comparaison des individus par paire démontrent que le chant de chacun d'entre eux diffère avec une probabilité de 0,001 (Figure 17). De même, les DM obtenues à partir de ces analyses PERMANOVA révèlent que les distances intragroupes, c'est-à-dire celles qui séparent les chants d'un enregistrement d'un même individu, sont inférieures aux distances intergroupes, c'est-à-dire celles séparant les différents individus (Tableau 11). Le chant de l'individu 13 semble davantage différent de celui des autres et présente les distances moyennes les plus élevées variant entre 6,26 et 8,42. L'individu 5 présente également certaines distances moyennes qui sont plus élevées, notamment celles le comparant avec les individus 8, 11 et 13 qui ont respectivement des valeurs 7,63, 7,65 et 8,42. Il est intéressant de se rappeler que seul l'individu 13 présente la note « d » et que seul l'individu 5 présente la note « v » (Tableau 10), ce qui pourrait justifier que leur chant diffère davantage. Le facteur « individu » explique 87% de la variation totale observée.



Note : La valeur du « n » réfère au nombre de chants analysés.

Figure 17. PCoA illustrant la variabilité interindividuelle chez les 15 individus analysés.

Tableau 11. Distances moyennes intragroupe et intergroupe obtenues à partir des PERMANOVA comparant la variabilité interindividuelle chez les 15 individus analysés

Individus	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
1	1,16														
2	3,26	0,29													
3	4,63	5,86	0,87												
4	3,10	2,60	5,73	0,99											
5	5,73	5,50	5,31	5,64	0,60										
6	4,16	3,26	4,11	3,93	4,41	0,49									
7	2,40	1,79	5,76	2,64	6,09	4,04	0,52								
8	3,57	4,81	6,05	5,09	7,63	6,19	3,50	0,38							
9	2,02	3,10	4,36	3,47	5,23	3,72	2,94	3,89	0,63						
10	3,10	3,04	4,37	4,07	5,35	3,21	3,06	3,73	2,12	0,46					
11	6,36	6,43	6,69	6,06	7,65	5,85	6,19	6,01	5,93	5,33	0,35				
12	2,70	3,60	5,07	2,84	6,02	4,57	3,03	3,42	2,55	3,22	4,58	0,36			
13	7,24	8,05	7,91	7,52	8,42	8,06	8,15	8,22	6,44	7,20	7,90	6,26	0,98		
14	3,84	2,62	6,04	3,74	6,22	4,53	2,87	3,70	3,77	2,48	5,84	3,17	7,52	0,50	
15	3,12	1,77	5,81	2,79	5,82	4,03	2,10	3,95	2,72	2,52	6,16	2,89	7,35	1,34	0,36

Une analyse PERMANOVA a été effectuée chez deux individus présentant le même patron de chant (qui correspond aussi au n-gramme maximal) dans le but d'évaluer la possibilité de les distinguer. Pour chacun de ses individus, un enregistrement de 20 chants non perturbés et un enregistrement de chants après perturbation ont été inclus dans l'analyse afin de déterminer s'ils se distinguent dans plusieurs circonstances. Les résultats révèlent que le chant des individus 9 et 14 diffère ($p = 0,001$; Figure 18). Pour ces analyses, les données relatives à l'abondance de chacune des notes n'ont pas été considérées, car elles étaient identiques chez les deux individus. Le facteur « individu » explique 67% de la variation totale observée.

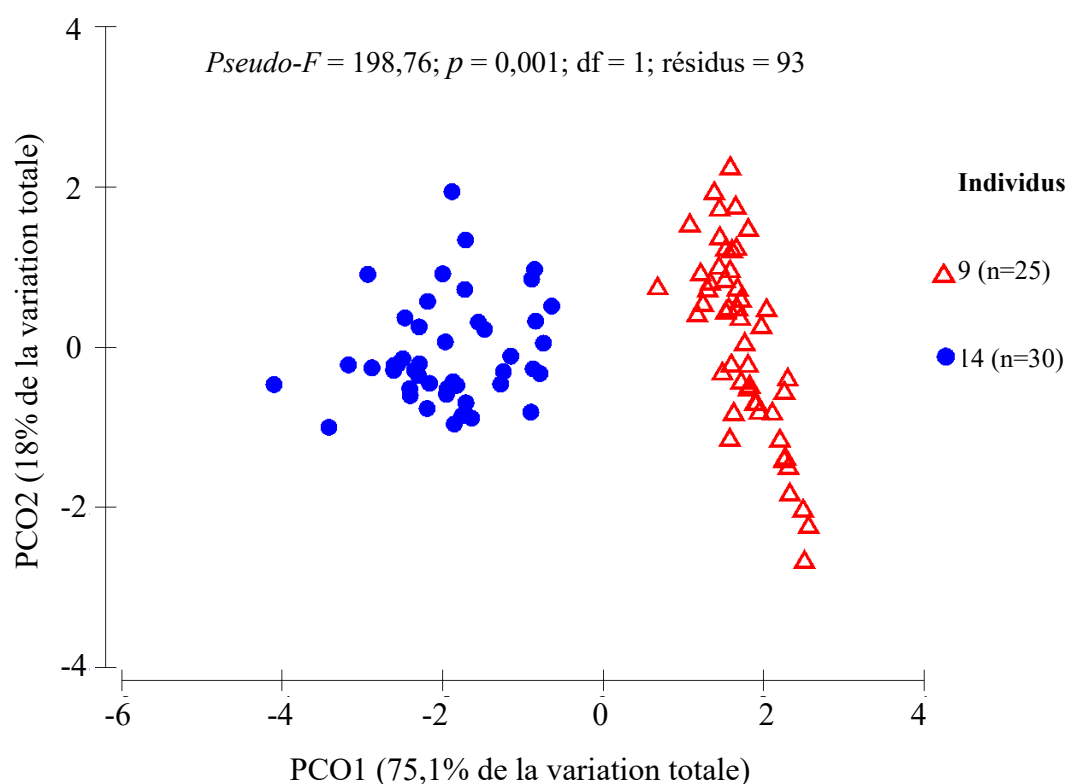


Figure 18. PCoA comparant le chant des individus 9 et 14 qui présentent le même patron de chant.

3.3 Vérification du biais lié à l'observateur

Les mêmes chants de deux individus présentant des niveaux de difficulté d'étiquetage différents ont été soumis aux deux observateurs. Rappelons que le patron de chant de l'individu 5 est plus difficile à étiqueter, car il comporte des notes qui présentent fréquemment des erreurs de détection de la F_0 nécessitant des prises de mesure manuelles par l'observateur à l'endroit approprié sur le spectrogramme. L'individu 15, quant à lui, présente un patron plus facile à étiqueter avec une détection de la F_0 optimale. Malgré cette gradation de difficultés pour la prise de mesure, l'étiquetage exécuté par deux observateurs indépendamment l'un de l'autre ne montre aucune différence significative au niveau des variables fréquentielles et temporelles analysées dans la présente étude (Tableau 12). La variation totale observée n'est pas expliquée par le facteur « observateur », et ce, pour chacun des tests effectués sur les deux individus à l'exception des variables fréquentielles étiquetées par deux observateurs différents chez l'individu 5 qui expliquent 13% de la variation totale observée.

Tableau 12. Résultats des PERMANOVA comparant une série de chants étiquetée par deux observateurs différents chez deux individus

Individus	Variables fréquentielles et temporelles		Variables fréquentielles		Variables temporelles		df	Résidus
	<i>Pseudo-F</i>	<i>p</i>	<i>Pseudo-F</i>	<i>p</i>	<i>Pseudo-F</i>	<i>p</i>		
5	0,65	0,670	1,25	0,266	0,02	0,995	1	28
15	0,14	0,998	0,26	0,991	0,01	0,998	1	28

Note : Les résultats non significatifs sont indiqués en caractère gras.

4. DISCUSSION

Les résultats de cette étude montrent que, bien que le chant soit variable dans le temps ainsi qu'en présence d'un élément potentiellement perturbateur, cette variabilité n'empêcherait pas de distinguer les individus, ce qui tend à valider l'hypothèse de départ avec quelques réserves étant donné la taille modeste de l'échantillon traité. En effet, la variabilité intra-individuelle apparaît largement inférieure à la variabilité interindividuelle et favorise donc une différenciation des individus, et ce, même si deux individus présentent le même patron de chant. La discussion se divise en cinq sections. La première traite de la variabilité intra-individuelle du chant, la deuxième porte sur la variabilité interindividuelle du chant, la troisième concerne le biais lié à l'observateur, la quatrième fait un retour sur la méthode d'analyse symbolique et acoustique du chant et finalement, la dernière section aborde le potentiel d'identification individuelle à partir du chant.

4.1 Variabilité intra-individuelle du chant

4.1.1 Analyse symbolique : n-grammes

La variabilité dans la proportion des trigrammes composant les chants provient de l'ajout ou de la troncation d'une ou de plusieurs notes au début, à la fin ou plus rarement en plein cœur du chant. L'absence d'une ou de plusieurs notes au début ou à la fin des chants a pour effet de diminuer légèrement la proportion de certains trigrammes (Figure 12). L'ajout d'une ou de plusieurs notes au début ou à la fin du chant peut provoquer la création d'un nouveau trigramme (Figure 12). Finalement, l'ajout ou le retrait d'une note au cœur des chants, c'est-à-dire entre la deuxième et l'avant-dernière note, peut entraîner la diminution, l'augmentation ou la création d'un ou de plusieurs trigrammes (Figure 12).

Pour un même individu, l'analyse de la variabilité des proportions de trigrammes révèle que le patron de chant que forment les notes varie peu d'une année à l'autre, ainsi qu'en présence d'un élément potentiellement perturbateur du chant (Figure 12). La même stabilité dans le patron de chant est observée pour les individus enregistrés pour la $V_{\text{saisonnière}}$; la proportion d'un trigramme donné ne variant pas plus de 1,7% (Annexe 1) et les khis carrés étant non

significatifs (Tableau 2). Les résultats de l'analyse symbolique intra-individuelle du chant sont conformes à l'hypothèse selon laquelle la composition en notes du chant d'un individu est stable.

Bien qu'elle soit faible, on peut tout de même tenter de déterminer les sources possibles de cette variabilité résiduelle. Peut-on considérer que, comme chez l'humain, la PAGG puisse commettre des erreurs de performance (Bonin 2013)? Y aurait-il là l'expression d'une variabilité intrinsèque à chaque individu? D'autre part, il aurait été intéressant lors de l'échantillonnage de mesurer la vitesse du vent. Bien que le protocole utilisé nous restreignait à effectuer des enregistrements durant des journées où le vent était limité, certains sites comportaient des peupliers faux-tremble (*Populus tremuloides*), qui produisent des bruissements relativement importants lorsque le vent souffle un tant soit peu. Il n'est pas impossible que le niveau de bruit ambiant n'ait pas été le même d'un enregistrement à l'autre. Il faut se rappeler que les enregistrements analysés étaient effectués lors de jours différents. À ce sujet, Cartwright *et al.* (2014) ont démontré que certaines espèces associées à des sites bruyants comme le carouge à épaulettes seraient en mesure de modifier la composition en notes de leur chant. Les habitats des PAGG enregistrées étaient relativement isolés et éloignés des milieux habités par l'homme, si bien que les bruits anthropogéniques se faisaient rares. De plus, il est peu probable que les bruits d'origine biotique, tels que les bruits produits par les insectes (Luther et Gentry 2013) et d'autres oiseaux (Bremond 1978; Brumm et Slabbekoorn 2005; Luther 2009; Luther et Wiley 2009), aient pu entraîner des interférences acoustiques. Les forêts de pins gris occupées par la PAGG présentent généralement une faible densité de la faune aviaire et peu de chorales de chants d'oiseaux à l'aube comme on peut en retrouver dans d'autres milieux (Luther et Gentry 2013). De plus, les heures et les dates de nos enregistrements ne coïncidaient pas avec la phénologie de chant des cigales qui sont sans doute les insectes les plus bruyants dans ces milieux, mais qui chantent plus tard dans la journée et à partir du milieu de l'été (J. Ibarzabal comm. pers.). Il est rationnel de croire que la principale source de bruit dans le milieu où ont été produits nos enregistrements était le vent.

Le chant peut aussi varier en fonction du stade de développement des individus. Récemment arrivées de leur migration hivernale, il est fort possible que certaines PAGG fussent des adultes âgés, alors que d'autres étaient dans leur deuxième année (donc nées l'été précédent). La méthode de détermination de l'âge à partir du plumage chez la PAGG ne permettait pas d'avoir cette précision. Seuls les individus qui avaient déjà été bagués dans le cadre de projets antérieurs étaient connus pour avoir plus de 2 ans. Ces derniers sont donc censés avoir un chant cristallisé lors de notre premier enregistrement. Si une PAGG a été enregistrée au cours de sa période sensible (chant non cristallisé), il est alors possible que son chant ait été quelque peu atypique et ait présenté un patron irrégulier et incomplet. Ainsi, en explorant diverses productions sonores, l'oiseau pourrait présenter un répertoire plus diversifié que celui d'un adulte type (Clayton 1991; Marler 2004b).

4.1.2 Analyse acoustique : fréquence fondamentale

4.1.2.1 *Variabilité journalière du chant*

Les résultats obtenus, suite à l'analyse acoustique du chant de quatre individus, enregistrés à plusieurs reprises le même jour, suggèrent que le chant de la PAGG varie au cours d'une journée. Ces différences, observées chez trois individus, se trouvent au niveau des variables fréquentielles, temporelles et combinées (Tableaux 3 à 5 ; annexes 3 à 8). Les analyses SIMPER ont permis de constater que, chez certains individus, les chants enregistrés tard dans la matinée, notamment après 10h, diffèrent davantage des chants enregistrés plus tôt (Tableau 3; Annexe 3; Annexe 6). En moyenne $48 \pm 4\%$ de la variation est expliquée par les variables temporelles et $28 \pm 4\%$ de la variation est dû aux variables fréquentielles (Figure 14). Les variables temporelles semblent donc contribuer davantage à la variabilité journalière chez les quatre individus analysés.

La tendance à confirmer selon laquelle les chants enregistrés plus tardivement diffèrent davantage de ceux enregistrés plus tôt dans la journée pourrait s'expliquer par l'impact de l'activité vocale sur l'état énergétique des oiseaux (Oberweger et Goller 2001; Thomas *et al.*

2003; Hasselquist et Bensch 2008). Les individus 1 et 2 ont été enregistrés de 5h jusqu'à environ 11h et la PAGG, contrairement à d'autres espèces d'oiseaux, prend très peu ou pas de pauses pour s'alimenter lors des périodes de chants (J. Ibarzabal comm. pers.). Il est logique de penser qu'à la fin de la matinée, ces individus aient pu montrer une certaine fatigue, qui aurait pu avoir des répercussions sur l'exécution de leur chant. À ce sujet, Glaze et Troyer (2006) ont démontré que la récurrence du chant du diamant mandarin est plus élevée à l'aube et décline au fil de la matinée, où les chants deviennent plus espacés dans le temps. Bien que cette hypothèse soit séduisante, peu d'individus ont été analysés ici et une étude plus approfondie de cette variabilité pourrait permettre de vérifier formellement cette piste.

Le bruit provoqué par le bruissement des feuilles est un autre facteur qui aurait pu expliquer la variabilité journalière et la tendance à ce que les chants enregistrés plus tardivement diffèrent davantage des autres, quant à leurs variables temporelles. Nous avons observé que les vents sont en général plus faibles tôt le matin. Qui plus est, ces derniers augmentent en milieu de journée avec l'élévation de la température du sol, et ce, quel que soit le type d'habitat (Morton 1975; Wiley et Richards 1978; Ellinger et Hodl 2003; Francis *et al.* 2011; Rios-Chelen *et al.* 2012a). Des études (Francis *et al.* 2011; Rios-Chelen *et al.* 2012a) ont démontré que l'amplitude du bruit environnant peut influencer sur la durée du chant des oiseaux. Ainsi, une diminution ou une augmentation de la longueur du chant a été observée chez certaines espèces comme stratégie de communication visant à s'assurer que l'auditeur distingue le signal sonore produit par l'émetteur. L'évaluation de la variabilité journalière du chant valide l'hypothèse selon laquelle le chant d'un individu varie au cours d'une journée.

4.1.2.2 *Variabilité saisonnière et annuelle du chant*

Les résultats démontrent que le chant de la PAGG varie en cours de saison. Les chants, enregistrés à différents jours de la même saison, sont significativement différents pour l'ensemble des huit individus, et ce, pour l'ensemble des variables testées (fréquentielles, temporelles et combinées; Tableau 6). L'analyse acoustique du chant de cinq individus révèle

que le chant de l'espèce varie également d'une année à l'autre (Tableaux 7 et 8). Concernant l'évaluation des composantes de la variation de la $V_{\text{saisonnière}}$ et de la V_{annuelle} (Figure 14), on observe une certaine stabilité dans les proportions moyennes de la variation calculées expliquées par les variables combinées, par les variables fréquentielles ainsi que par les variables temporelles; les proportions variant entre 36 et 39% pour la $V_{\text{saisonnière}}$ et entre 35 et 38% pour la V_{annuelle} . Les variables fréquentielles semblent donc contribuer autant que les variables temporelles à la variation obtenue.

Plusieurs études ont démontré que les oiseaux sont en mesure d'améliorer la détectabilité de leurs chants à court terme par diverses stratégies visant une augmentation du rapport signal sur bruit, qui s'avère particulièrement importante lorsque les signaux partagent la même gamme de fréquences (Bremond 1978; Lohr *et al.* 2003; Luther et Gentry 2013). Le bruit dans l'environnement naturel étant rarement continu, les oiseaux peuvent optimiser le contraste de leurs chants avec le bruit ambiant en chantant lorsque le niveau de bruit est plus faible (Luther et Gentry 2013). De nombreuses espèces utilisent l'alternance des chants, pour éviter les interférences acoustiques entre individus (Luther et Wiley 2009). Cette tactique a pu être remarquée à plusieurs reprises pendant l'échantillonnage lorsque deux oiseaux, dont une PAGG, chantaient à tour de rôle pour minimiser le masquage acoustique. Toutefois, dans certains cas, un autre oiseau, appartenant à une autre espèce, chantait en même temps que la PAGG enregistrée. Lorsque cette situation se présentait, un patron de chant appartenant à une autre espèce était en partie ou entièrement superposé à celui de la PAGG sur le spectrogramme. Ces chants n'ont pas été choisis, car leur analyse acoustique devenait très complexe, voire impossible parfois. Le protocole prévoyait de sélectionner seulement les chants isolés et dépourvus le plus possible d'interférences. Les analyses ne permettent donc pas de vérifier que l'individu ciblé modifiait son chant lorsqu'un autre individu (peu importe l'espèce) chantait en même temps que lui.

D'autre part, il aurait également été pertinent d'analyser l'heure à laquelle chacun des enregistrements a été effectué sachant que l'état énergétique de l'oiseau peut possiblement avoir un impact sur l'exécution de son chant (Oberweger et Goller 2001; Thomas *et al.* 2003;

Hasselquist et Bensch 2008). Ainsi, la variabilité entre les chants enregistrés tôt le matin une certaine journée et ceux enregistrés en fin de matinée une autre journée pourrait être en partie attribuable à l'état énergétique de l'oiseau, tel qu'observé pour l'analyse de la variabilité journalière du chant de la PAGG.

Les travaux de Petrinovitch (1985) sur les chants du bruant à couronne blanche ont montré que les caractéristiques vocales des oiseaux peuvent varier au cours de l'année, mais que la possession d'un territoire confère une grande stabilité individuelle du chant avec le temps. Le chant aurait-il donc tendance à devenir plus stable avec le temps ? Nos enregistrements sur 3 années différentes d'un même individu sont insuffisants pour tirer cette conclusion concernant la PAGG (Tableau 8).

Tel que mentionné précédemment, le chant peut aussi varier en fonction du stade de développement de l'oiseau et la méthode de détermination de l'âge des oiseaux n'est pas très précise. Il est donc possible, pour la *Vannuelle*, qu'un individu ait été enregistré une première fois au cours de sa période sensible et une deuxième, voire une troisième fois, lorsque son chant était cristallisé, ce qui a pu avoir une incidence sur l'exécution de ses productions sonores (Clayton 1991; Marler 2004b).

Une autre explication possible des différences obtenues au niveau de la fréquence des chants est liée à la transmission du signal sonore dans l'habitat. Dans les milieux naturels, plusieurs facteurs, tels que l'absorption par l'air, le sol et la végétation, réduisent l'énergie sonore ou la redirigent, par réflexion sur une surface ou par diffraction (Morton 1975). En se propageant, les sons subissent une dégradation et une atténuation ayant toutes deux des conséquences importantes sur le signal acoustique. L'atténuation d'un son est d'autant plus rapide que sa fréquence est élevée, car plus un son est aigu plus sa transformation en thermique est rapide (Morton 1975). L'atténuation est également influencée par les conditions atmosphériques. En effet, une température plus élevée et un faible taux d'humidité augmentent l'absorption atmosphérique, réduisant ainsi la distance sur laquelle les sons peuvent être entendus (Wiley et Richards 1982; Blumenrath et Dabelsteen 2004; Azar *et al.*

2014). Il aurait ainsi été pertinent de mesurer ces paramètres au moment de chaque enregistrement dans le but de déterminer si les conditions météorologiques peuvent être à l'origine des différences observées entre les enregistrements réalisés en cours de saison et d'une année à l'autre. La densité de la canopée et la nature des arbres qui la compose (feuillus versus conifères) affectent aussi l'atténuation (Chapuis 1971). Les végétaux sont des obstacles qui réfléchissent et dévient de leur ligne de propagation initiale une fraction de l'énergie sonore (Blumenrath et Dabelsteen 2004). L'habitat des PAGG de l'écotype québécois est peuplé d'une strate arborescente de pin gris et d'une strate arbustive basse parsemée d'éricacées. Il aurait été intéressant de caractériser et de photographier les habitats visités à chaque enregistrement, de manière à déterminer si leur structure et leur composition varient dans le temps. Les oiseaux étant en mesure d'ajuster leur chant aux propriétés acoustiques de l'habitat, une modification des caractéristiques physiques de ce dernier pourrait expliquer en partie la variabilité saisonnière et annuelle du chant observée (Morton 1975; Gonzalez *et al.* 2018).

Le bruit occasionné par le bruissement des feuilles sous l'effet du vent est susceptible de justifier, cette fois-ci, la variabilité du chant en cours de saison et d'une année à l'autre. En effet, une exposition temporaire à de basses fréquences entraîne une augmentation significative de la fréquence du chant chez plusieurs espèces d'oiseaux (Halfwerk et Slabbekoorn 2009; Hanna *et al.* 2011; Lazerte *et al.* 2017). Comme mentionné précédemment, la durée des chants peut également être influencée, à la hausse ou à la baisse selon l'espèce, par l'amplitude du bruit environnant (Francis *et al.* 2011; Rios-Chelen *et al.* 2012a). Chaque espèce semble donc être en mesure d'utiliser une combinaison de modifications spécifiques, afin d'obtenir un chant aisément distinguable dans un environnement bruyant (Francis *et al.* 2011). La compétition acoustique et le bruissement des feuilles entraîneraient-ils des modifications du chant des PAGG, de manière à optimiser la transmission du signal dans des conditions bruyantes, pour revenir au chant original lorsque les interférences sonores sont réduites ? Cette possible plasticité vocale pourrait expliquer en partie la variabilité observée ici.

4.1.2.3 Variabilité du chant en présence d'un élément perturbateur

La présence simulée d'un mâle conspécifique semble modifier le chant de la majorité des individus (Tableau 9). Ces modifications dans l'exécution du chant peuvent s'expliquer par le fait que le mâle titulaire du territoire reconnaît et perçoit auditivement la présence d'un mâle étranger conspécifique sur son territoire. La possession d'un territoire, qui sert de lieu d'accouplement, de nidification et d'alimentation, est déterminante pour la reproduction et la survie de la plupart des oiseaux. Ses frontières sont activement défendues par des chants de proclamation territoriale qui visent à écarter un mâle conspécifique étranger du secteur choisi (Hinde 1956). Chez ces espèces, la réaction comportementale des mâles à l'écoute d'un chant non familier est beaucoup plus forte et agressive qu'à l'écoute du chant familier d'un voisin (Lovell et Lein 2004a). Plusieurs espèces territoriales possèdent la capacité de distinguer leurs voisins (familiers) des étrangers (non familiers), ce qui leur permet d'économiser beaucoup de temps et d'énergie dans la défense du territoire. Les mâles voisins présentent peu de risques, puisqu'ils maintiennent et défendent déjà leur propre territoire, alors que les mâles étrangers pourraient être à la recherche d'un territoire, constituant ainsi une menace potentielle plus forte (Yasukawa *et al.* 1982 ; Lovell et Lein 2004a). En moyenne, $29 \pm 3\%$ de la variation est expliquée par les variables fréquentielles et $44 \pm 9\%$ de la variation est dû aux variables temporelles (Figure 14). L'agression territoriale semble donc davantage affecter les variables temporelles du chant bien que l'erreur type élevée doive être prise en considération. Les résultats obtenus respectent l'hypothèse selon laquelle le chant de la PAGG varie en présence d'un élément potentiellement perturbateur du chant, tel qu'une intrusion simulée d'un autre mâle chanteur conspécifique sur le territoire.

4.2 Variabilité interindividuelle du chant

4.2.1 Analyse symbolique : n-grammes

L'analyse qualitative du chant de 15 PAGG révèle que la composition en notes varie d'un individu à l'autre (Tableau 10). Certains individus (9 et 14) présentent le même patron de

chant et le n-gramme VDMAVDMAV se retrouve dans le chant de 60% des individus analysés (9/15). Les vocalises de l'espèce se composent de cinq notes différentes (D, d, M, m, V, v et A) et l'abondance de chacune d'entre elles varie d'un individu à l'autre. Ces constats indiqueraient-ils que la PAGG apprend son chant en imitant ses voisins (Marler et Peters 1977; Searcy *et al.* 1981; Marler 1990) ? Il n'est pas exclu que de nouveaux types de notes apparaissent si d'autres individus sont enregistrés.

Il serait intéressant d'utiliser la méthode d'analyse symbolique des n-grammes pour évaluer les variations géographiques du chant de l'espèce, qui n'ont pas été analysées dans la présente étude. En effet, non seulement les individus proviennent de deux régions différentes (Saguenay–Lac-Saint-Jean et Abitibi), mais également de villes différentes. Les n-grammes pourraient possiblement permettre de mettre en évidence certains dialectes régionaux et de déterminer si des individus géographiquement plus proches ont davantage de n-grammes communs que des individus plus éloignés géographiquement (Borror 1961).

4.2.2 Analyse acoustique : fréquence fondamentale

Les 15 individus enregistrés sont chacun aisément distinguables entre eux en fonction des variables utilisées et la variabilité intra-individuelle demeure inférieure à la variabilité interindividuelle (Figure 17). Il est intéressant de constater que les deux individus qui présentent les DM les plus grandes par rapport à certains autres individus (Tableau 11) sont ceux qui présentent des notes particulières dans leur chant. En effet, le chant de l'individu 13 est le seul qui comporte la note « d » et celui de l'individu 5 est le seul qui comporte la note « v » (Tableau 10).

Bien qu'une variabilité intra-individuelle ait été illustrée, cette variabilité demeure faible par rapport à la variabilité interindividuelle. En effet, la comparaison de la variabilité intra-individuelle annuelle/perturbation (Figure 15) et saisonnière/perturbation (Figure 16) avec la variabilité interindividuelle met en exergue que la variabilité intra-individuelle n'est pas suffisante pour mettre à mal une différenciation des individus. Même chez deux individus

qui présentent le même patron de chant (Figure 18), la variabilité intra-individuelle demeure largement inférieure à la variabilité interindividuelle, si bien qu'une distinction interindividuelle par l'intermédiaire des métriques utilisées est envisageable.

4.3 Vérification du biais lié à l'observateur

La variabilité induite par la subjectivité de l'observateur, qui décide des endroits de prises de mesure sur les notes, est négligeable puisque les mêmes chants étiquetés par deux expérimentateurs ne diffèrent pas entre eux (Tableau 12). La variabilité attribuable à l'observateur est inférieure à la variabilité interindividuelle. Il est à noter que les deux observateurs étaient tout de même expérimentés dans l'étiquetage des chants de l'espèce. Une formation de base sur la méthode d'étiquetage est nécessaire pour connaître les particularités et ainsi assurer une certaine standardisation. Il aurait été intéressant de tester ce biais avec davantage d'observateurs. À notre connaissance, le biais lié à la subjectivité de l'observateur n'avait encore jamais été testé lors d'études similaires.

4.4 Retour sur la méthode d'analyse symbolique et acoustique

Le logiciel d'analyse acoustique *Praat* s'avère bien adapté à des fins d'analyse des vocalises de la faune aviaire (Riede *et al.* 2015; Engesser *et al.* 2016; Villegas *et al.* 2018). Le logiciel a fait ses preuves en permettant l'analyse acoustique du chant de la PAGG, dont la structure s'avère complexe. Le principal avantage de *Praat* est sa simplicité d'utilisation et le fait qu'il soit *open source*. Il permet également une détection automatique de la fréquence fondamentale, qui se superpose au spectrogramme, facilitant ainsi l'étiquetage des chants. Quelques erreurs de détection de la fréquence fondamentale surviennent, mais ces erreurs sont typiques à certains types de notes et demeurent plutôt rares. Il s'agit d'une alternative prometteuse aux logiciels classiquement utilisés pour l'analyse acoustique de la faune aviaire.

La méthode d'étiquetage développée a été conçue sur mesure pour la structure complexe du chant de l'espèce, à partir de l'appréciation qui a été faite des représentations spectrographiques. Les motifs qui forment l'évolution de la fréquence sur le spectrogramme étant bien définis, le chant a été divisé en notes et une lettre a été attribuée à chacune de ces notes en fonction de leur forme. La division des chants en notes a également été utilisée dans d'autres études (Eakle *et al.* 1989; Galeotti *et al.* 1993; Tripp et Otter 2006; Kirschel *et al.* 2011). L'analyse des n-grammes est une méthode qui n'avait encore jamais été utilisée pour analyser symboliquement les vocalises aviaires. La méthode est très prometteuse, puisqu'elle tient compte de l'enchaînement des notes composant un chant, ce qui constitue une caractéristique distinctive importante de cette étude (Tableau 10). Une mesure de la F_0 a été effectuée au maximum, au minimum ou au point d'inflexion sur chaque note incluse dans les chants analysés (Figure 11). Ces mesures fréquentielles, auxquelles sont associées des variables temporelles, ont permis une analyse quantitative fine du chant. La méthode d'étiquetage est suffisamment précise pour faire émerger une variabilité intra-individuelle du chant. Toutefois, dans une optique d'identification des individus, il est possible de déterminer des paramètres communs au chant de chaque individu afin de parvenir à les comparer (Fernandez-Juridic *et al.* 2009; Xia *et al.* 2010). En effet, les mesures fréquentielles et temporelles prélevées sur chaque note ne peuvent pas être utilisées pour distinguer les individus, car le nombre et la composition des notes varient d'un individu à l'autre. Les résultats des analyses statistiques de la variabilité interindividuelle ont révélé que des métriques telles que la durée du chant, la fréquence moyenne, la fréquence maximale, la fréquence minimale ainsi que l'étendue fréquentielle, combinées à l'abondance de chacun des types de notes dans un chant, permettent de distinguer efficacement les individus entre eux (Figures 15 à 17), y compris pour ceux présentant le même patron de chant (Figure 18). Dans un contexte d'identification des individus, il ne serait donc pas nécessaire d'étiqueter chacune des notes. Il suffirait de repérer les deux notes permettant d'obtenir la fréquence la plus haute et la fréquence la plus basse. Des prétests ont été réalisés dans le but d'évaluer la possibilité de distinguer les individus sans utiliser la fréquence moyenne du chant, qui ne pourrait être calculée en modifiant la méthode de cette façon. Les résultats préliminaires suggèrent que la distinction des individus est tout aussi efficace sans la fréquence moyenne.

D'autres paramètres, tels que la fréquence initiale, la fréquence finale ainsi que le temps entre le début du chant et sa fréquence maximum et minimum, pourraient être ajoutés pour maximiser la discrimination des individus (Fernandez-Juridic *et al.* 2009; Xia *et al.* 2010).

Il serait intéressant que les travaux futurs d'identification vocale individuelle de la PAGG explorent d'autres avenues méthodologiques, notamment les réseaux de neurones artificiels et les Mel-Frequency Cepstral Coefficients (MFCC). Les réseaux neuronaux artificiels sont des applications statistiques issues de l'intelligence artificielle qui ont été utilisées dans le domaine de la reconnaissance vocale des oiseaux (Terry et McGregor 2002; Nickerson *et al.* 2006; Fernández-Juridic *et al.* 2009). Ces systèmes apprennent et distinguent à partir de paramètres qu'ils discriminent comme significatifs pour identifier le bon individu. Le système peut donc apprendre et bonifier ses identifications. Cependant, pour l'utilisateur, il demeure une méconnaissance du processus décisionnel qui est basé sur des algorithmes complexes. Quant aux MFCC, il s'agit d'une technique utilisée en reconnaissance de la parole humaine et, plus rarement, en reconnaissance du chant des oiseaux (Trawicki *et al.* 2005; Tao *et al.* 2008; Cheng *et al.* 2010).

4.5 Potentiel d'identification individuelle à partir du chant

Les résultats de cette étude confirment que l'identification vocale individuelle à partir du chant est possible chez la PAGG. L'identification des individus ne peut se baser que sur l'analyse symbolique du chant, puisque deux individus peuvent présenter le même patron de chant. La méthode d'identification vocale individuelle proposée combine l'analyse symbolique et l'analyse acoustique du chant. Ainsi il est suggéré de se baser 1) sur l'abondance de chaque type de notes dans le chant (nombre de V, v, D, d, M et A) et sur le nombre total de notes qui composent le chant et 2) sur des paramètres acoustiques prélevés à partir de la courbe de détection automatique de la F_0 , tels que le temps écoulé entre le premier et le dernier point de mesure du chant, la fréquence du premier point de mesure, la fréquence dernier point de mesure, la fréquence minimale prélevée, la fréquence maximale

prélevée ainsi que l'étendue fréquentielle (fréquence maximale – fréquence minimale). Pour les fréquences minimale et maximale, rappelons qu'il est proposé de repérer les deux notes dans le chant qui permettront de prélever ces valeurs extrêmes selon la méthode d'étiquetage développée.

5. CONCLUSION

Le chant de la paruline à gorge grise varie individuellement dans le temps et en présence d'un élément perturbateur. Cependant, cette variabilité intra-individuelle n'empêche pas la distinction des individus; la variabilité interindividuelle étant bien plus importante. Les résultats obtenus dans le cadre de cette contribution exploratoire ouvrent la porte à des études visant à utiliser l'identification vocale de la paruline à gorge grise en vue de mieux connaître son écologie, tels que le suivi démographique et l'occupation durable des sites par cette espèce. Cela serait d'autant plus avantageux qu'en se fondant sur les chants, on s'assure de l'identité d'un individu sans avoir à le manipuler ou à chercher à voir un marqueur secondaire (ex. bagues de couleur). Il s'agit d'une avancée prometteuse chez cette espèce à faible effectif et difficile à repérer visuellement *in situ*. Ces techniques d'identification des individus chanteurs pourraient fort probablement s'appliquer à d'autres espèces cryptiques, en danger de conservation voire même aux espèces communes.

6. BIBLIOGRAPHIE

Anderson MJ. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, 26 : 32-46.

Anderson MJ, Gorley RN et Clarke KR. 2008. PERMANOVA+for PRIMER : guide to software and statistical methods. Consulté le 2 août 2019, http://updates.primer-e.com/primer7/manuals/PERMANOVA+_manual.pdf

Appleby BM et Redpath SM. 1997. Variation in the male territorial hoot of the tawny owl *Strix aluco* in three english populations. *Ibis*, 139 : 152-158.

Ashby M et Maidment J. 2005. *Introducing phonetic science*. Cambridge University Press, Cambridge, 222 p.

Aubin T, Mathevon N, da Silva ML, Vielliard JME et Sebe F. 2004. How a simple and stereotyped acoustic signal transmits individual information : the song of the white-browed warbler *Basileuterus leucoblepharus*. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 76 : 335-344.

Avisoft Bioacoustics. 2012. Avisoft-SASLab Pro sound analysis and synthesis laboratory. Consulté le 29 avril 2018, <http://www.avisoft.com/SASLabPro.pdf>

Azar JF, Bell BD et Borowiec M. 2014. Temporal change of the song of a local populations of the grey warbler (*Gerygone igata*) : has its song changes over time? *Emu*, 114 : 80-85.

Bent AC. 1963. *Life histories of north american wood warblers*. Dover Publications, New York, 745 p.

Bermudez-Cuamatzin E, Rios-Chelen AA, Gil D et Macias Garcia C. 2011. Experimental evidence for real-time song frequency shift in response to urban noise in a passerine bird. *Biological Letters*, 7 : 36-38.

Berwick RC, Okanoya K, Beckers GJL et Bolhuis JJ. 2011. Songs to syntax : the linguistics of birdsong. *Trends in Cognitive Sciences*, 15 : 113-121.

Birds Banding Laboratory. 2011. The north american birds banding program. Consulté le 12 juillet 2018, <http://www.pwrc.usgs.gov/bbl/>

Blais V. 2014. Caractérisation et utilisation de l'habitat par la paruline à gorge grise (*Oporornis agilis*) dans les pinèdes grises du Lac-Saint-Jean, Québec. Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Chicoutimi, Saguenay, 40 p.

Blem CR. 1976. Patterns of lipid storage and utilisation in birds. *American Zoologist*, 16 : 671-684.

Blem CR. 1990. Avian energy storage. *Current Ornithology*. 7 : 59-113.

Blumenrath SH et Dabelsteen T. 2004. Degradation of great tit (*Parus major*) song before and after foliation : implications for vocal communication in a deciduous forest. *Behaviour*, 141 : 935-958.

Boersma P et Weenink D. 2011. Praat : doing phonetics by computer. Consulté le 10 mars 2018, <http://www.fon.hum.uva.nl/praat/> [cité le 10 mars 2018].

Boncoraglio G et Saino N. 2007. Habitat structure and the evolution of bird song : a meta-analysis of the evidence for the acoustic adaptation hypothesis. *Functional Ecology*, 21 : 134- 142.

Bonin P. 2013. Psychologie du langage : la fabrique des mots. De Boeck Supérieur, Paris, 384 p.

Bookhout TA. 1996. Research and management techniques for wildlife and habitats. Wildlife Society, Maryland, 740 p.

Borror DJ. 1961. Intraspecific variation in passerine bird songs. *The Wilson Bulletin*, 73 : 57-78.

Bradbury JW et Vehrencamp SL. 2011. Principles of animal communication. Oxford University Press, North Carolina, 697 p.

Bremont JC. 1978. Acoustic competition between the song of the wren (*Troglodytes troglodytes*) and the songs of other species. *Behaviour*, 65 : 89-98.

Brenowitz EA. 1982. The active space of red-winged blackbird song. *Journal of comparative physiology*, 147 : 511-522.

Brumm H et Slabbekoorn H. 2005. Acoustic communication in noise. *Advances in the Study of Behavior*, 35 : 151-209.

Bureau du vérificateur général du Canada. 2013. Rapport du commissaire à l'environnement et au développement durable. Consulté le 12 juillet 2018, http://www.oag-bvg.gc.ca/internet/Francais/parl_cesd_201311_f_38658.html

Campan R et Scapini F. 2002. *Ethologie : approche systémique du comportement*. De Boeck Supérieur, Paris, 737 p.

Canady RA, Kroodsma DE et Nottebohm F. 1984. Population differences in complexity of a learned skill are correlated with the brain space involved. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 81 : 6232-6234.

Cartwright LA, Taylor DR, Wilson DR et Chow-Fraser P. 2014. Urban noise affects song structure and daily patterns of song production in Red-winged Blackbirds (*Agelaius phoeniceus*). *Urban Ecosystems*, 17 : 561-572.

Casserly ED et Pisoni DB. 2010. Speech perception and production. Dans : Nadel L *et al.* éd. *Interdisciplinary Reviews Cognitive Science*. John Wiley & Sons Ltd, New Jersey, p. 629-647.

Catchpole CK et Slater PJB. 2008. *Bird song : biological themes and variations*. Cambridge University Press, Cambridge, 347 p.

Chapuis C. 1971 Un exemple de l'influence du milieu sur les émissions vocales des oiseaux : l'évolution des chants en forêt équatoriale. *La Terre et la Vie*, 2 : 183-200.

Chelen AAR, Garcia CM et Riebel K. 2005. Variation in the song of a sub-oscine, the vermilion flycatcher. *Behaviour*, 142 : 1115-1132.

Cheng JK, Sun YH et Ji LQ. 2010. A call-independent and automatic acoustic system for the individual recognition of animals : A novel model using four passerines. *Pattern Recognition* 43 : 3846-3852.

Clark KR et Gorley RN. 2006. PRIMER v6 : user manual/tutorial. PRIMER-E, Plymouth, 192 p.

Clayton NS. 1991. How birds learn to sing. *La Recherche*, 22 : 464-472.

Cottam C. 1956. Uses of marking animals in ecological studies : marking birds for scientific purposes. *Ecology* 37 : 675-681.

Delport W, Kemp AC et Ferguson JWH. 2002. Vocal identification of individual african wood owls *Strix woodfordii* : a technique to monitor long-term adult turnover and residency. *Ibis*, 144 : 30-39.

Delsaut M. 1986. Comment chantent les oiseaux ? *La Recherche*, 173 : 20-28.

Dooling RJ, Leek MR, Gleich O et Dent ML. 2002. Auditory temporal resolution in birds : discrimination of harmonic complexes. *Journal of the Acoustical Society of America*, 112 : 748-759.

Dooling RJ et Prior NH. 2017. Do we hear what birds hear in birdsong? *Animal Behaviour*, 124 : 283-289.

Dubois A et Martens J. 1984. A case of possible vocal convergence between frogs and a bird in himalayan torrents. *Journal of Ornithology*. 125 : 45.

Eakle WL, Mannan RW et Grubb TG. 1989. Identification of individual breeding bald eagles by voice analysis. *Journal of Wildlife Management*, 53 : 450-455.

Ellinger N et Hodl W. 2003. Habitat acoustics of a neotropical lowland rainforest. *Bioacoustics*, 13 : 297-321.

Engesser S, Ridley AR, Townsend SW. 2016. Meaningful call combinations and compositional processing in the southern pied babbler. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 113 : 5976-5981.

Environnement Canada. 2013. Bureau de baguage des oiseaux. Consulté le 12 juillet 2018, <https://www.ec.gc.ca/bbo/Default.asp?lang=Fr&n=85700A22-0>

Étude des populations d'oiseaux du Québec (EPOQ). 2009. Base de données ornithologique. Regroupement Québec Oiseaux Inc.

Ey E et Fischer J. 2009. The “acoustic adaptation hypothesis” : a review of the evidence from birds, anurans and mammals. *Bioacoustics*, 19 : 21-48.

Fernandez-Juricic E, del Nevo AJ et Poston R. 2009. Identification of individual and population-level variation in vocalizations of the endangered southwestern willow flycatcher (*Empidonax traillii extimus*). *Auk*, 126 : 89-99.

Fernandez-Juricic E, Poston R, De Collibus K, Morgan T, Bastain B, Martin C, Jones K et Treminio R. 2005. Microhabitat selection and singing behavior patterns of male house finches (*Carpodacus mexicanus*) in urban parks in a heavily urbanized landscape in the western US. *Urban Habitats*, 3 : 49-69.

Fitzsimmons LP, Barker NK et Mennill DJ. 2008. Individual variation and lek-based vocal distinctiveness in songs of the screaming piha (*Lipaugus vociferans*), a suboscine songbird. *Auk*, 125 : 908-914.

Francis CD, Ortega CP, et Cruz A. 2011. Different behavioural responses to anthropogenic noise by two closely related passerine birds. *Biology Letters*, 7 : 850-852.

Gahr M. 2000. Neural song control system of hummingbirds : comparison to swifts, vocal learning (songbirds) and nonlearning (suboscines) Passerines, and vocal learning (budgerigars) and nonlearning (dove, owl, gull, quail, chicken) nonpasserines. *The Journal of Comparative Neurobiology*, 426 : 182-196.

Galeotti P et Pavan G. 1991. Individual recognition of male tawny owls (*Strix aluco*) using spectrograms of their territorial calls. *Ethology Ecology & Evolution*, 3 : 113-126.

Galeotti P, Paladin M et Pavan G. 1993. Individually distinct hooting in male pygmy owls *Glaucidium passerinum* : a multivariate approach. *Ornis Scandinavica*, 24 : 15-20.

Galeotti P et Sacchi R. 2001. Turnover of territorial scops owls *Otus scops* as estimated by spectrographic analyses of male hoots. *Journal of Avian Biology*, 32 : 256-262.

Gammon DE et Altizer CE. 2010. Northern mockingbirds produce syntactical patterns of vocal mimicry that reflect taxonomy of imitated species. *Journal of Field Ornithology*, 82 : 158-164.

Gentner TQ, Fenn KM, Margoliash D et Nusbaum HC. 2006. Recursive syntactic pattern learning by songbirds. *Nature*, 440 : 1204-1207.

Gentner TQ et Hulse SH. 1998. Perceptual mechanisms for individual vocal recognition in European starlings, *Sturnus vulgaris*. *Animal Behaviour*, 56 : 579-594.

Gilbert G, McGregor PK et Tyler G. 1994. Vocal individuality as a census tool : practical considerations illustrated by a study of 2 rare species. *Journal of Field Ornithology*, 65 : 335-348.

Gilbert G, Tyler GA et Smith KW. 2002. Local annual survival of booming male great bittern *Botaurus stellaris* in Britain, in the period 1990-1999. *Ibis*, 144 : 51-61.

Gillis AM. 1990. What are birds hearing? *BioSciences*, 40 : 810-816.

Glaze CM and Troyer TW. 2006. Temporal structure in zebra finch song : implications for motor coding. *Journal of Neuroscience*, 26 : 991-1005.

Godfrey WE, Crosby JA et MacDonald SD. 1990. Les oiseaux du Canada. Broquet, 650 p.

Gonzalez ES, Aardt JV, Sacca K, Barbosa JM, Kelbe D et Hart PJ. 2018. Testing the acoustic adaptation hypothesis with native and introduced bird in hawaiian forest. *Journal of Ornithology*, 159 : 827-838.

Grava T, Mathevon N, Place E et Balluet P. 2008. Individual acoustic monitoring of the european eagle owl *Bubo bubo*. *Ibis*, 150 : 279-287.

Greenwood PJ. 1980. Mating systems, philopatry, and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour* 28 : 1140-1162.

Greenwood PJ et Harvey PH. 1982. The natal and breeding dispersal of birds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13 : 1-21.

Gustafson ME, Hildenbrand J et Metras L. 1997. The north american bird banding manual. Consulté le 12 juillet 2018, <http://www.pwrc.usgs.gov/bbl/manual/>

Halfwerk W et Slabbekoorn H. 2009. A behavioural mechanism explaining noise-dependant frequency use in urban birdsong. *Animal Behaviour*, 78 : 1301-1307.

Hamao S. 2016. Asymmetric response to song dialects among bird populations : the effect of sympatric related species. *Animal Behaviour*, 119 : 143-150.

Hanna D, Blouin-Demers G, Wilson DR et Mennill DJ. 2011. Anthropogenic noise affects song structure in redwinged blackbirds (*Agelaius phoeniceus*). *Journal of Experimental Biology*, 214 : 3549-3556.

Hasselquist D et Bensch S. 2008. Daily energy expenditure of singing great reed warblers *Acrocephalus arundinaceus*. *Journal of Avian Biology*, 39 : 384-388.

Hinde A. 1956. The biological significance of the territories of birds. *Ibis*, 98 : 340-369.

Hoodless AN, Inglis JG, Doucet JP et Aebischer NJ. 2008. Vocal individuality in the roding calls of woodcock *Scolopax rusticola* and their use to validate a survey method. *Ibis*, 150 : 80-89.

Hu Y et Cardoso GC. 2010. Which birds adjust the frequency of vocalizations in urban noise? *Animal Behaviour*, 79 : 863-867.

Ibarzabal J, Savard G et Morrier A. 1995. La paruline à gorge grise. Dans : Gauthier J et Aubry Y éd. Les oiseaux nicheurs du Québec : atlas des oiseaux nicheurs du Québec méridional. Association québécoise des groupes d'ornithologues, Société québécoise de protection des oiseaux et Service canadien de la Faune, Montréal, p. 928-929.

Kershenbaum A, Blumstein DT, Roch MA, Akçay Ç, Backus G, Bee MA, Bohn K, Cao Y, Carter G, Casar C, Coen M, DeRuiter SL, Doyle L, Edelman S, Ferrer-i-Cancho R, Freeberg TM, Garland EC, Gustison M, Harley HE, Huetz C, Hughes M, Bruno JH, Ilany A, Jin DZ, Johnson M, Ju C, Karnowski J, Lohr B, Manser MB, McCowan B, Mercado III E, Narins PM, Piel A, Rice M, Salmi R, Sasahara K, Sayigh L, Shiu Y, Taylor C, Vallejo EE, Waller S et Zamora-Gutierrez V. 2016. Acoustic sequences in non-human animals : A tutorial review and prospectus : Acoustic sequences in animals. *Biological Reviews*, 91 : 13-52.

Kirschel ANG, Cody ML, Harlow ZT, Promponas VJ, Vallejo EE et Taylor CE. 2011. Territorial dynamics of mexican ant-thrushes *Formicarius moniliger* revealed by individual recognition of their songs. *Ibis*, 153 : 255-268.

Konoshi M. 1965. The role of auditory feedback in the control of vocalization in the white crowned sparrow. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 22 : 770-783.

Kroodsma DE, Miller EH et Ouellet H. 1982. Acoustic communication in birds : production, perception and design features of sounds. Academic Press, Cambridge, 181 p.

Knudsen DP et Gentner TQ. 2010. Mechanisms of song perception in oscine birds. *Brain & Language*, 115 : 59-68.

Ladefoged P. 1996. Elements of acoustic phonetics. University of Chicago Press, Chicago, 216 p.

Laiolo P, Vogeli M, Serrano D et Tella JL. 2007. Testing acoustic versus physical marking : two complementary methods for individual-based monitoring of elusive species. *Journal of Avian Biology*, 38 : 672-681.

Lazerte SE, Otter KA et Slabbekoorn H. 2017. Mountain chickadees adjust songs, calls and chorus composition with increasing ambient and experimental anthropogenic noise. *Urban Ecosystems*, 20 : 989-1000.

Legendre P et Legendre LFJ. 1998. Numerical ecology. Elsevier, Amsterdam, 852 p.

Lieberman P. 1988. Speech physiology, speech perception, and acoustic phonetics. Cambridge University Press, Cambridge, 249 p.

Lohr B, Wright TF et Dooling RJ. 2003. Detection and discrimination of natural calls in masking noise by birds : estimating the active space of a signal. *Animal Behaviour*, 65 : 763-777.

Lovell SF et Lein MR. 2004a. Neighbor-stranger discrimination by song in a suboscine bird, the alder flycatcher, *Empidonax alnorum*. *Behavioral Ecology*, 15 : 799-804.

Lovell SF et Lein MR. 2004b. Song variation in a population of alder flycatchers. *Journal of Field Ornithology*, 75 : 146-151.

Luther DA. 2009. The influence of the acoustic community on songs of birds in a neotropical rain forest. *Behavioural Ecology*, 20 : 864-871.

Luther DA et Derryberry EP. 2012. Birdsongs keep pace with city life : changes in song over time in an urban songbird affects communication. *Animal Behaviour*, 83 : 1059-1066.

Luther DA et Gentry K. 2013. Sources of background noise and their influence on vertebrate animal communication. *Behaviour*, 150 : 1045-1068.

Luther DA et Wiley RH. 2009. Production and perception of communicatory signals in a noisy environment. *Biology Letters*. 5 : 183-187.

MacKay IRA. 1987. Phonetics : the science of speech production. Little brown, Boston, 336 p.

Marler P. 1970a. Birdsong and speech development : could there be parallels? There may be basic rules governing vocal learning to which many species conform, including man. *American Scientist*, 58 : 669-673.

Marler P. 1970b. A comparative approach to vocal learning : song development in white-crowned sparrows. *Journal of comparative and physiological psychology monograph*, 71 : 1-25.

Marler P. 1990. Innate learning preferences : signals for communication. *Developmental Psychobiology*, 23 : 557-568.

Marler P. 2004a. Bird calls : their potential for behavioral neurobiology. *Annals New York Academy of Sciences*, 1016 : 31-44.

Marler P. 2004b. Innateness and the instinct to learn. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 76 : 189-200.

Marler P et Peters S. 1977. Selective vocal learning in a sparrow. *Science*, 198 : 519-521.

Marler P et Slabbekoorn H. 2004. *Nature's music : the science of birdsong*. Elsevier, Amsterdam, 504 p.

Marler P et Tamura M. 1962. Song « dialects » in three populations of white crowned sparrows. *Condor*, 64 : 368-377.

Marler P et Tamura M. 1964. Culturally transmitted patterns of vocal behavior in sparrows. *Science*, 146 : 1483-1486.

Martin P. 2008. *Phonétique acoustique : Introduction à l'analyse acoustique de la parole*. Armand Colin, Paris, 63 p.

McLaren PL. 2007. Connecticut Warbler. Dans Cadman MD *et al.* éd. *Atlas of the Breeding Birds of Ontario, 2001-2005*. Bird Studies Canada et Ontario Field Ornithologists, p. 518-519.

Mendes S, Colino-Rabanal VJ et Peris SJ. 2011. Bird song variations along an urban gradient : the case of the european blackbird (*Turdus merula*). *Landscape and urban planning*, 99 : 51-57.

Mindlin GB et Laje R. 2005. The Physics of birdsong. Springer, Berlin, 157 p.

Mockford EJ et Marshall RC. 2009. Effects of urban noise on song and response behaviour in great tits. *Proceedings of the Royal Society B*, 276 : 2979-2985.

Mockford EJ, Marshall RC et Dabelsteen T. 2011. Degradation of rural and urban great tit song : testing transmission efficiency. *Plos One*, 6 : 1-12.

Morton ES. 1975. Ecological sources of selection on avian sounds. *The American Naturalist*, 109 : 17-34.

Munot P et Nève FX. 2002. Une introduction à la phonétique. Céfal, Liège, 212 p.

NatureServe Explorer, 2018. *Oporornis agilis*. Consulté le 6 février 2020, <http://www.natureserve.org/explorer/servlet/NatureServe?searchName=Oporornis+agilis>

Nelson DA et Marler P. 1989. Categorical perception of a natural stimulus continuum: birdsong. *Science*, 244 : 976-978.

Nemeth E, Pieretti N, Zollinger SA, Geberzahn N, Partecke J, Miranda AC et Brumm H. 2013. Bird song and anthropogenic noise : vocal constraints may explain why birds sing higher-frequency songs in cities. *Proceedings of the Royal Society B*, 280 : 1471-2954.

Nickerson CM, Bloomfield LL, Dawson MRW et Sturdy CB. 2006. Artificial neural network discrimination of black-capped chickadee (*Poecile atricapillus*) call notes. *Journal of the Acoustical Society of America*, 120 : 1111-1117.

Oberweger K et Goller F. 2001. The metabolic cost of birdsong production. *Journal of Experimental Biology*, 204 : 3379-3383.

Okanoya K et Dooling RJ. 1987. Hearing in passerine and psittacine birds : a comparative-study of absolute and masked auditory-thresholds. *Journal of Comparative Psychology*, 101 : 7-15.

Owren MJ. 2008. GSU Praat tools: scripts for modifying and analyzing sounds using Praat acoustics software. *Behavior Research Methods*, 40 : 822-829.

Parker TH, Greig EI, Nakagawa S, Parra M et Dalisio AC. 2018. Subspecies status and methods explain strength of response to local versus foreign by oscine birds in meta-analysis. *Animal Behaviour*, 142 : 1-17.

Payne RB et Payne LL. 1997. Field observations, experimental design, and the time and place of learning bird songs. Dans: Snowdon CT et Hausberger M éds. Cambridge University Press, Cambridge, p. 57-84.

Pawel R et Kwiatkowska K. 2016. Habitat complexity and the structure of vocalizations : a test of the acoustic adaptation hypothesis in three rail species (Rallidae). *Ibis*, 158 : 416-427.

Petrinovitch L. 1985. Factors influencing song development in the white-crowned sparrow (*Zonotrichia leucophrys*). *Journal of Comparative Psychology*, 99 : 15-29.

Pieplow N. 2017. Peterson field guide to bird sounds of eastern North America. Houghton Mifflin Harcourt, Boston, 593 p.

Pitocchelli J, Bouchie J et Jones D. 1997. Connecticut warbler (*Oporornis agilis*). Dans: Poole A. et Gill F éds. The Birds of North America. The Academy of Natural Sciences et The American Ornithologists' Union, Philadelphie, p. 920-921.

Price JJ et Yuan DH. 2011. Song-type sharing and matching in a bird with very large song repertoires, the tropical mockingbird. *Behaviour*, 148 : 673-689.

Potvin DA et Mulder RA. 2013. Immediate, independent adjustment of call pitch and amplitude in response to varying background noise by silvereyes (*Zosterops lateralis*). *Behavioural Ecology*, 24 : 1363-1368.

Pyle P. 1997. Identification guide to North American birds. Part 1: Columbidae to Ploceidae. Slate Creek Press, Californie, 732 p.

Quinn GP et Keough MJ. 2002. Experimental design and data analysis for biologist. Cambridge University Press, Cambridge, 557 p.

Redondo P, Barrantes G et Sandoval L. 2013. Urban noise influences vocalization structure in the house wren *Troglodytes aedon*. *Ibis*, 155 : 621-625.

Rich TD, Beardmore CJ, Berlanga H, Blancher PJ, Bradstreet MSW, Butcher GS, Demarest DW, Dunn EH, Hunter WC, Iñigo-Elias EE, Kennedy JA, Martell AM, Panjabi AO, Pashley DN, Rosenberg KV, Rustay CM, Wendt JS et Will TC. 2008. Partners in flight North American landbird conservation plan. Cornell Lab of Ornithology, New York, 124 p.

Riede T, Forstmeier W, Kempenaers B et Goller F. 2015. The functional morphology of male courtship displays in the pectoral sandpiper (*Calidris melanotos*). *The Auk*, 132 : 65-77.

Rios-Chelen AA, Quiros-Guerrero E, Gil D et Garcia CM. 2012a. Dealing with urban noise : vermilion flycatchers sing longer songs in noisier territories. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 67 : 145-152.

Rios-Chelen AA, Salaberria C, Barbosa I, Garcia CM et Gil D. 2012b. The learning advantage : bird species that learn their song show a tighter adjustment of song to noisy environments than those that do not learn. *Journal of Evolutionary Biology*, 25 : 2171-2180.

Roca IT, Desrochers L, Giacomazzo M, Bertolo A, Bolduc P, Deschesnes R, Martin CA, Rainville V, Rheault G et Proulx R. 2016. Shifting song frequencies in response to anthropogenic noise : a meta-analysis on birds and anurans. *Behavioral Ecology*, 27 : 1269-1274.

Saulnier M. 2012. Biologie de la reproduction de la paruline à gorge grise (*Oporornis agilis*) dans les pinèdes grises du Lac-St-Jean, Canada. Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Chicoutimi, Saguenay, 75 p.

Searcy WA, McArthur PD, Peters SS et Marler P. 1981. Response of male song and swamp sparrows to neighbour, stranger, and self songs. *Behaviour*, 77 : 152-163.

Sibley CG, Ahlquist JE et Monroe BL. 1988. A classification of the living birds of the world based on dna-dna hybridization studies. *The Auk*, 105 : 409-423.

Slabbekoorn H. 2004. Habitat-dependent ambient noise : consistent spectral profiles in two african forest types. *Journal of the Acoustical Society of America*, 116 : 3727-3733.

Slabbekoorn H et Den Boer-Vissen A. 2006. Cities change the songs of birds. *Current Biology*, 16 : 2326-2331.

Stokes ME, Davis CS et Koch GG. 1995. *Categorical data analysis using the SAS system*. Sas Institute Inc. Cary, 648 p.

Tao JD, Johnson MT et Osiejuk TS. 2008. Acoustic model adaptation for ortolan bunting (*Emberiza hortulana* L.) song-type classification. *Journal of the Acoustical Society of America* 123 : 1582-1590.

Terry AMR et McGregor PK. 2002. Census and monitoring based on individually identifiable vocalizations : the role of neural networks. *Animal Conservation*, 5 : 103-111.

Terry AMR, Peake TM et McGregor PK. 2005. The role of vocal individuality in conservation. *Frontiers in Zoology*, 2 : 1-16.

The Cornell Lab of Ornithology. 2012. *Raven Pro 1.4 User's Manual*. Consulté le 29 avril 2018, <http://www.birds.cornell.edu/brp/raven/Raven14UsersManual.pdf>

Thomas RJ, Cuthill IC, Goldsmith AR, Cosgrove DF, Lidgate HC et Proctor SLB. 2003. The trade-off between singing and mass gain in a daytime-singing bird, the European robin. *Behaviour*, 40 : 387-404.

Tibbetts EA et Dale J. 2007. Individual recognition : It is good to be different. *Trends in Ecology and Evolution*, 22 : 529-537.

Trawicki MB, Johnson MT et Osiejuk TS. 2005. Automatic song-type classification and speaker identification of norwegian ortolan bunting (*Emberiza hortulana*) vocalizations. *Conférence IEEE Workshop on Machine Learning for Signal Processing*, 28 au 30 septembre 2005, Connecticut.

Tripp TM et Otter KA. 2006. Vocal individuality as a potential long-term monitoring tool for western screech-owls, *Megascops kennicottii*. Canadian Journal of Zoology, 84 : 744-753.

Tubaro PL et Lijtmaer DA. 2006. Environmental correlates of song structure in forest grosbeaks and saltators. Condor, 108 : 120-129.

Villegas M, Blake JG, Sieving KE et Loiselle BA. 2018. Vocal variation in *Chiroxiphia boliviana* (Aves; Pipridae) along an andean elevational gradient. Evolutionary Ecology, 32 : 171-190.

Waser PM et Brown CH. 1986. Habitat acoustics and primate communication. American Journal of Primatology, 10 : 135-154.

Whaling CS, Solis MM, Doupe AJ, Soha JA et Marler P. 1997. Acoustic and neural bases for innate recognition of song. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 94 : 12 694-12 698.

Wiley RH. 2005. Individuality in songs of acadian flycatchers and recognition of neighbours. Animal Behaviour, 70 : 237-247.

Wiley RH. 2006. Signal detection and animal communication. Advances in the Study of Behaviour, 36 : 217-247.

Wiley RH et Richards DG. 1978. Physical constraints on acoustic communication in the atmosphere : implications for the evolution of animal vocalizations. Behavioural Ecology and Sociobiology, 3 : 69-94.

Wiley RH et Richards DG. 1982. Adaptations for acoustic communication in birds : sound transmission and signal detection. Dans: Kroodsma DE et Miller EH éds. Acoustic Communication in Birds : Production, Perception, and Design Features of Sounds. Academic press, Cambridge, p. 132-181.

Wood WE, Yezerinac SM et Dufty JA. 2006. Song sparrow (*Melospiza melodia*) song varies with the urban noise. Auk, 123 : 650-659.

Xia CW, Xiao H et Zhang YY. 2010. Individual variation in brownish-flanked bush warbler songs. *Condor*, 112 : 591-595.

Yasukawa K, Bick EI, Wagman DW et Marler P. 1982. Playback and speaker-replacement experiments on song-based neighbor, stranger, and self discrimination in male red-winged blackbirds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 10 : 211-215.

7. ANNEXES

ANNEXE 1

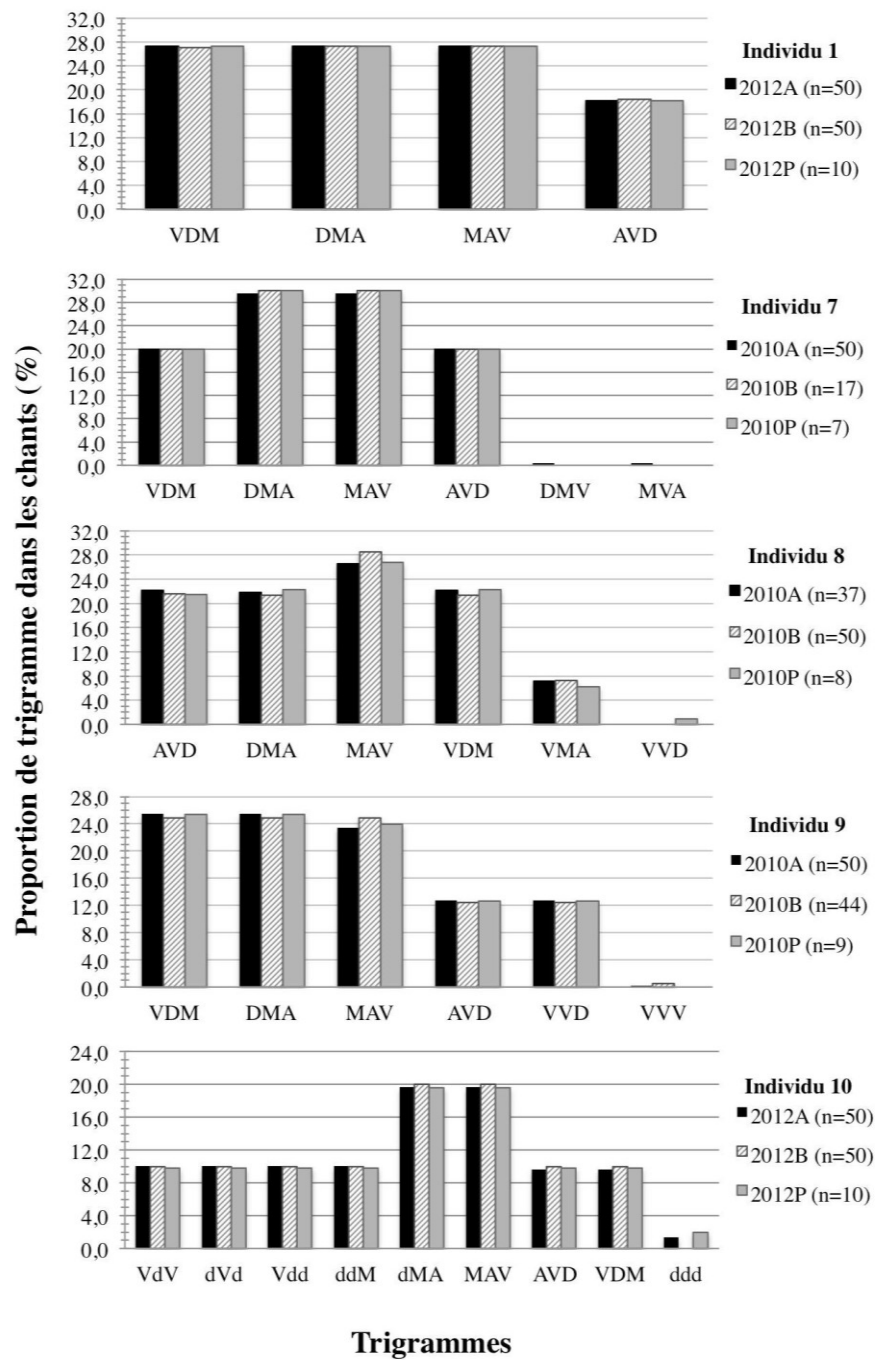


Figure 19. Proportions (%) des trigrammes composant le chant des individus 1, 7, 8, 9 et 10 comparées entre deux jours de la même saison (années suivies des lettres A et B) et suite à la présence simulée d'un autre mâle chanteur (année suivie de la lettre P).

ANNEXE 2

Tableau 13. Résumé des PERMANOVA montrant la variabilité intra-individuelle du chant au cours d'une matinée chez quatre individus pour différents types de variables prélevées

Individus	Variables utilisées	<i>Pseudo-F</i>	<i>p</i>	df	Résidus
1	Fréquence	5,03	0,001	6	126
	Temps	29,55	0,001		
2	Fréquence et temps	9,08	0,001	7	129
	Fréquence	4,29	0,001		
	Temps	17,64	0,001		
3	Fréquence et temps	7,19	0,001	5	76
	Fréquence	3,95	0,001		
	Temps	12,18	0,001		
4	Fréquence et temps	3,31	0,001	4	62
	Fréquence	1,44	0,039		
	Temps	5,89	0,002		

ANNEXE 3

Tableau 14. Résultats des PERMANOVA comparant des séries de chants, enregistrés à différentes heures de la même journée, quant à leurs variables fréquentielles et temporelles pour l'individu 2

Temps (h)	5h30	6h15	7h	7h45	9h15	10h	11h30
4h45	1,97 (0,002) 18,18	1,80 (0,008) 18,45	3,80 (0,001) 27,95	5,03 (0,001) 33,10	3,07 (0,001) 28,48	1,81 (0,016) 22,55	3,56 (0,001) 70,25
5h30		1,76 (0,004) 21,50	4,36 (0,001) 37,28	5,35 (0,001) 43,60	3,19 (0,001) 33,42	0,84 (0,001) 22,12	3,91 (0,001) 83,29
6h15			3,30 (0,001) 30,36	4,39 (0,001) 36,14	2,41 (0,001) 29,27	1,21 (0,153) 24,12	3,17 (0,001) 70,62
7h				1,77 (0,005) 19,98	2,19 (0,001) 28,26	3,28 (0,001) 39,91	1,94 (0,006) 53,63
7h45					2,94 (0,001) 30,55	4,23 (0,001) 47,49	2,07 (0,001) 53,40
9h15						2,29 (0,003) 35,50	2,13 (0,001) 60,27
10h							2,71 (0,002) 81,97

Note : Pour chaque comparaison, la valeur de t est présentée en premier, suivie de la valeur de p entre parenthèses et finalement de la distance moyenne de l'analyse SIMPER. Les valeurs de p non significatives sont indiquées en caractère gras.

ANNEXE 4

Tableau 15. Résultats des PERMANOVA comparant des séries de chants, enregistrés à différentes heures de la même journée, quant à leurs variables fréquentielles pour l'individu 2

Temps (h)	5h30	6h15	7h	7h45	9h15	10h	11h30
4h45	1,98 (0,001) 12,64	2,20 (0,001) 12,49	2,03 (0,001) 12,03	2,50 (0,001) 12,38	2,88 (0,001) 17,77	2,13 (0,001) 12,15	2,49 (0,001) 31,83
5h30		1,53 (0,007) 14,79	1,73 (0,001) 15,17	1,92 (0,001) 15,03	2,09 (0,001) 19,17	0,93 (0,549) 13,17	2,40 (0,001) 36,27
6h15			1,98 (0,001) 15,17	2,61 (0,001) 16,58	2,22 (0,001) 18,99	1,03 (0,405) 12,80	2,21 (0,001) 33,99
7h				1,80 (0,004) 13,99	2,08 (0,001) 18,42	1,31 (0,106) 13,34	2,14 (0,001) 33,35
7h45					2,37 (0,001) 19,06	1,94 (0,002) 14,49	2,48 (0,001) 36,42
9h15						1,60 (0,005) 17,35	1,82 (0,001) 34,59
10h							1,54 (0,022) 31,41

Note : Pour chaque comparaison, la valeur de t est présentée en premier, suivie de la valeur de p entre parenthèses et finalement de la distance moyenne de l'analyse SIMPER. Les valeurs de p non significatives sont indiquées en caractère gras.

ANNEXE 5

Tableau 16. Résultats des PERMANOVA comparant des séries de chants, enregistrés à différentes heures de la même journée, quant à leurs variables temporelles pour l'individu 2

Temps (h)	5h30	6h15	7h	7h45	9h15	10h	11h30
4h45	1,94 (0,049) 5,53	0,68 (0,553) 5,96	5,60 (0,001) 15,92	8,04 (0,001) 20,72	3,41 (0,002) 10,71	1,39 (0,139) 10,40	4,67 (0,001) 38,42
5h30		2,21 (0,023) 6,71	7,55 (0,001) 22,11	10,55 (0,001) 28,57	4,99 (0,001) 14,25	0,65 (0,564) 8,94	5,70 (0,001) 47,01
6h15			4,89 (0,001) 15,19	6,96 (0,001) 19,57	2,74 (0,009) 10,28	1,42 (0,162) 11,32	4,25 (0,001) 36,63
7h				1,69 (0,087) 6,00	2,39 (0,007) 9,83	4,76 (0,001) 26,57	1,60 (0,131) 20,27
7h45					4,01 (0,002) 11,48	6,28 (0,001) 33,01	1,08 (0,292) 16,98
9h15						3,06 (0,004) 18,15	2,56 (0,006) 25,69
10h							3,67 (0,004) 50,56

Note : Pour chaque comparaison, la valeur de t est présentée en premier, suivie de la valeur de p entre parenthèses et finalement de la distance moyenne de l'analyse SIMPER. Les valeurs de p non significatives sont indiquées en caractère gras.

ANNEXE 6

Tableau 17. Résultats des PERMANOVA comparant des séries de chants, enregistrés à différentes heures de la même journée, quant à leurs variables fréquentielles et temporelles pour l'individu 3

Temps (h)	6h30	8h45	9h30	10h15	11h45
6h	1,95 (0,002) 44,73	1,48 (0,077) 40,47	1,56 (0,027) 42,04	3,84 (0,001) 64,68	2,19 (0,001) 46,55
6h30		1,44 (0,001) 47,51	1,92 (0,001) 53,23	4,90 (0,001) 96,56	2,38 (0,001) 55,52
8h45			0,92 (0,519) 44,4	3,62 (0,001) 73,75	1,48 (0,065) 46,90
9h30				3,75 (0,001) 69,41	1,60 (0,016) 47,75
10h15					3,31 (0,001) 56,40

Note : Pour chaque comparaison, la valeur de t est présentée en premier, suivie de la valeur de p entre parenthèses et finalement de la distance moyenne de l'analyse SIMPER. Les valeurs de p non significatives sont indiquées en caractère gras.

ANNEXE 7

Tableau 18. Résultats des PERMANOVA comparant des séries de chants, enregistrés à différentes heures de la même journée, quant à leurs variables fréquentielles pour l'individu 3

Temps (h)	6h30	8h45	9h30	10h15	11h45
6h00	1,55 (0,008) 26,59	1,96 (0,001) 22,24	1,87 (0,002) 29,14	3,47 (0,001) 31,18	2,76 (0,001) 33,34
6h30		1,59 (0,001) 28,72	1,78 (0,001) 36,23	2,35 (0,001) 30,87	2,12 (0,001) 35,29
8h45			1,09 (0,272) 25,59	1,98 (0,001) 21,95	1,71 (0,003) 26,44
9h30				2,13 (0,001) 28,95	1,88 (0,001) 32,80
10h15					0,89 (0,671) 21,37

Note : Pour chaque comparaison, la valeur de t est présentée en premier, suivie de la valeur de p entre parenthèse, du nombre de permutations et finalement de la distance moyenne de l'analyse SIMPER. Les valeurs de p non significatives sont indiquées en caractère gras.

ANNEXE 8

Tableau 19. Résultats des PERMANOVA comparant des séries de chants, enregistrés à différentes heures de la même journée, quant à leurs variables temporelles pour l'individu 3

Temps (h)	6h30	8h45	9h30	10h15	11h45
6h	2,59 (0,015) 18,15	0,85 (0,419) 18,23	0,69 (0,530) 12,90	4,23 (0,001) 33,51	0,63 (0,618) 13,21
6h30		1,19 (0,248) 18,79	2,20 (0,034) 17,00	7,35 (0,001) 65,70	2,83 (0,006) 20,24
8h45			0,57 (0,620) 18,81	4,66 (0,002) 51,80	1,09 (0,270) 20,46
9h30				5,37 (0,001) 40,46	0,86 (0,446) 14,95
10h15					5,04 (0,001) 35,03

Note : Pour chaque comparaison, la valeur de t est présentée en premier, suivie de la valeur de p entre parenthèses et finalement de la distance moyenne de l'analyse SIMPER. Les valeurs de p non significatives sont indiquées en caractère gras.

ANNEXE 9

Tableau 20. Résultats des PERMANOVA comparant des séries de chants, enregistrés à différentes heures de la même journée, quant à leurs variables fréquentielles et temporelles pour l'individu 4

Temps (h)	9h45	10h15	10h45	11h30
9h15	1,14 (0,209) 35,85	2,99 (0,001) 52,7	1,35 (0,121) 36,37	1,08 (0,287) 41,21
9h45		1,94 (0,003) 47,43	0,91 (0,557) 40,58	0,79 (0,706) 46,59
10h15			2,20 (0,003) 44,13	2,72 (0,001) 56,01
10h45				1,06 (0,312) 46,74

Note : Pour chaque comparaison, la valeur de t est présentée en premier, suivie de la valeur de p entre parenthèses et finalement de la distance moyenne de l'analyse SIMPER. Les valeurs de p non significatives sont indiquées en caractère gras.

ANNEXE 10

Tableau 21. Résultats des PERMANOVA comparant des séries de chants, enregistrés à différentes heures de la même journée, quant à leurs variables fréquentielles pour l'individu 4

Temps (h)	9h45	10h15	10h45	11h30
9h15	1,07 (0,337) 25,21	1,15 (0,193) 18,41	1,08 (0,307) 18,7	1,15 (0,209) 23,72
9h45		1,02 (0,424) 25,98	1,07 (0,331) 27,06	0,95 (0,533) 30,77
10h15			1,42 (0,533) 21,25	1,44 (0,014) 25,41
10h45				1,27 (0,081) 25,69

Note : Pour chaque comparaison, la valeur de t est présentée en premier, suivie de la valeur de p entre parenthèses et finalement de la distance moyenne de l'analyse SIMPER. Les valeurs de p non significatives sont indiquées en caractère gras.

ANNEXE 11

Tableau 22. Résultats des PERMANOVA comparant des séries de chants, enregistrés à différentes heures de la même journée, quant à leurs variables temporelles pour l'individu 4

Temps (h)	9h45	10h15	10h45	11h30
9h15	1,31 (0,192) 10,64	4,55 (0,001) 34,29	1,62 (0,114) 17,66	0,97 (0,334) 17,48
9h45		2,98 (0,001) 21,45	0,62 (0,615) 13,52	0,50 (0,722) 15,82
10h15			2,92 (0,005) 22,88	3,79 (0,001) 30,60
10h45				0,76 (0,469) 21,05

Note : Pour chaque comparaison, la valeur de t est présentée en premier, suivie de la valeur de p entre parenthèses et finalement de la distance moyenne de l'analyse SIMPER. Les valeurs de p non significatives sont indiquées en caractère gras.